

ZEITSCHRIFT FÜR WISSENSCHAFTLICHE BIOLOGIE

HERAUSGEGEBEN VON

F. BALTZER-BERN, W. BENECKE-MÜNSTER, A. BENNINGHOFF-KIEL, A. BETHE-FRANKFURT A.M.,
 P. BUCHNER-BRESLAU, W. VON BUDDENBROCK-KIEL, C. ELZE-ROSTOCK, A. ERNST-ZÜRICH,
 A. FISCHEL-WIEN, K. VON FRISCH-MÜNCHEN, R. GOLDSCHMIDT-BERLIN, H. VON GUTTENBERG-
 ROSTOCK, W. HARMS-TÜBINGEN, M. HARTMANN-BERLIN, A. HASE-BERLIN, C. HEIDER-BERLIN,
 C. HERBST-HEIDELBERG, R. VON HERTWIG-MÜNCHEN, R. HESSE-BERLIN, R. HEYMONS-BERLIN,
 H. JORDAN-UTRECHT, E. KALLIUS-HEIDELBERG, S. KOSTYTSCHEW-LENINGRAD, A. KÜHN-GÖT-
 TINGEN, K. LINSBAUER-GRAZ, H. LOHMANN-HAMBURG, W. VON MÖLLENDORFF-FREIBURG I. BR.,
 J. MEISENHEIMER-LEIPZIG, K. PETER-GREIFSWALD, H. PETERSEN-WÜRZBURG, E. PRINGSHEIM-
 PRAG, L. RHUMBLER-HANN. MÜNDEEN, B. ROMEIS-MÜNCHEN, W. RUHLAND-LEIPZIG, P. SCHULZE-
 ROSTOCK, J. SEILER-SCHLEDERLOHE, H. SPEMANN-FREIBURG, A. STEUER-INNSBRUCK, G. TISCHLER-
 KIEL, J. VON UEXKÜLL-HAMBURG, O. VOGT-BERLIN, W. VOGT-MÜNCHEN, F. WASSERMANN-
 MÜNCHEN, E. WEINLAND-ERLANGEN, F. VON WETTSTEIN-GÖTTINGEN, H. WINKLER-HAMBURG,
 H. WINTERSTEIN-BRESLAU, R. WOLTERECK-LEIPZIG

ABTEILUNG A

ZEITSCHRIFT FÜR MORPHOLOGIE UND ÖKOLOGIE DER TIERE

REDIGIERT VON

P. BUCHNER UND P. SCHULZE
 BRESLAU ROSTOCK

14. BAND, 1. HEFT

MIT 125 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 12. MÄRZ 1929)



BERLIN
 VERLAG VON JULIUS SPRINGER
 1929

Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere

steht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der im Titel genannten Arbeitsrichtungen offen.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften; mit 40 bis 50 Bogen wird ein Band abgeschlossen.

Das Honorar beträgt M. 40.— für den 16 seitigen Druckbogen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihren Arbeiten, welche nicht mehr als 24 Druckseiten Umfang haben, 100 Sonderabdrücke, von größeren Arbeiten 60 Sonderabdrücke unentgeltlich. Doch bittet die Verlagsbuchhandlung, nur die zur tatsächlichen Verwendung benötigten Exemplare zu bestellen. Über die Freiexemplarzahls hinaus bestellte Exemplare werden berechnet. Die Mitarbeiter werden jedoch in ihrem eigenen Interesse ersucht, die Kosten vorher vom Verlage zu erfragen.

Es ist dringend erwünscht, daß alle Manuskripte in deutlich lesbarer Schrift, am besten Schreibmaschinenschrift (mit mindestens 3 cm breitem freien Rand) eingeleistet werden. Die Manuskripte müssen wirklich druckfertig eingeleistet werden; bei der Korrektur sollen im allgemeinen nur Druckfehler verbessert und höchstens einzelne Worte verändert werden.

Die Herren Autoren werden ferner gebeten, den Text ihrer Arbeiten so kurz zu fassen wie es irgend möglich ist, sich in den Abbildungen auf das wirklich Notwendige zu beschränken und, wenn irgend möglich, Federzeichnungen (für Strichätzung) zu verwenden.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. P. Buchner, Breslau 9, Zoolog. Institut der Univ., Sternstr. 21
oder an

Professor Dr. P. Schulze, Rostock, Zoologisches Institut.

Die Herausgeber

Buchner Schulze

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin W 9, Linkstr. 23/24

Fernsprecher: Amt Kurfürst, 6050—6053. Drahtanschrift: Springerbuch-Berlin
Reichsbank-Giro-Konto und Deutsche Bank Berlin, Dep.-Kasse C

14. Band

Inhaltsverzeichnis.

1. Heft

Seite

- Koch, Maria, Die postembryonale Entwicklung der weiblichen Genitaldrüsen und ihrer Ausführungsgänge von *Psychoda alternata* Say. Mit 26 Textabbildungen 1
- Schwanwitsch, B. N., Two schemes of the wing-pattern of butterflies. With 16 figures in the text. 36
- Weber, Hermann, Kopf und Thorax von *Psylla mali* Schmidb. (Homiptera — Homoptera.) Eine morphogenetische Studie. Mit 35 Textabbildungen 59
- Krieg, Hans, Biologische Reisestudien in Südamerika. IX. Gürteltiere. Mit 16 Textabbildungen 166
- Beier, Max, Zur Kenntnis der Lebensweise von *Haliplus Wehncke* Gerh. Mit 20 Textabbildungen 191
- Heymons, R. und H. v. Lengerken, unter Mitwirkung von Bayer, M., Studien über die Lebenserscheinungen der Silphini (Coleopt.) IV. *Blitophaga opaca* L. (Glattstreifiger Rübenaskäfer). Mit 12 Textabbildungen 234

DIE POSTEMBRYONALE ENTWICKLUNG DER WEIBLICHEN GENITALDRÜSEN UND IHRER AUSFÜHRUNGSGÄNGE VON PSYCHODA ALTERNATA SAY.

Von

MARIA KOCH.

Mit 26 Textabbildungen.

(Eingegangen am 21. August 1928.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung (historischer Überblick)	1
II. Technik	4
III. Die Entwicklung des Ovariums und seiner Ausführungsgänge	
a) bis zur Verpuppung	5
b) während der Puppenruhe	18
c) in der geschlüpften Imago	26
IV. Bemerkungen zur Phylogenie der weiblichen Genitaldrüsen von <i>Psy-</i> <i>choda</i>	30
V. Zusammenfassung der Ergebnisse	32

I. Einleitung.

Mit der vorliegenden Untersuchung wird ein Fragenkreis auf dem Gebiete der Insektenentwicklung berührt, dem seit der Mitte des vorigen Jahrhunderts wiederholt besondere Aufmerksamkeit entgegengebracht worden ist. Ein kurzer historischer Überblick möge die wichtigsten Einzelfragen und ihre Behandlung darlegen.

1. Nachdem DUFOUR 1844 und in den folgenden Jahren die gröbere Anatomie der *Insekten*-Ovarien bei einer Reihe von Arten beschrieben, erschien 1847 STEINS epochemachende Arbeit, eine anatomische und physiologische Monographie der *Käfer*-Ovarien. In den Eiröhren hat STEIN außer dem einhüllenden Epithel zweierlei Elemente gesehen, die er aber nicht als Zellen — Ei- und Dotterzellen —, sondern als eibildende, in homogener Plasmamasse eingebettete Kerne auffaßte; er schreibt dem Keimbläschen, nicht dem ganzen Ei den Wert und die Funktion einer Zelle zu. STEIN erkannte auch die Bedeutung der Nährzellen, das Vorhandensein der Peritonealhülle und die Tunica propria. Dem Endfaden — seit MÜLLER (1825) als Blutgefäß betrachtet — spricht er die Funktion eines Aufhängebandes zu. Das Chorion hält er für eine Verschmelzung der Follikelzellen.

HEINRICH MEYER stellte 1849 bei *Lepidopteren* die zellige Natur der beiden Eiröhrenelemente fest. Das Chorion ist nach ihm zunächst eine cuticulare Abcheidung, die dann durch das verschmolzene Epithel verstärkt wird.

LEUCKART (1853) entdeckte gleichzeitig mit MEISSNER die Mikropyle, und MEISSNER beobachtete auch das Eindringen von Spermatozoen und die Bildung der Dotterhaut. Nachdem in demselben Jahre LEYDIG das Chorion als reine

Cuticularabscheidung der Follikelzellen beschrieben und die zelligen Zeichnungen des Chorions als Abdrücke der die Schalenhaut absondernden Epithelzellen erklärt hatte, wurde die Frage nach dem Ursprung der verschiedenen Zellenelemente des *Insekten-Ovariums* Gegenstand der Untersuchungen — ein Problem, das Jahrzehnte lang die Autoren beschäftigte und grundverschiedene Lösungen fand:

LEUCKART (1853) läßt die Dotterzellen aus dem Follikel epithel entstehen. WILL (1885) leitet Nähr- und Epithelzellen von einem großen Kern, dem Ooblasten ab, aus dem sie durch Ruptur der Kernmembran heraustreten. Andere Autoren wie LUBBOCK (1860), CLAUS (1866) und LANDOIS (1867) vertreten die Auffassung, daß Ei-, Dotter- und Epithelzellen aus gemeinsamen Embryonalzellen entstehen, und KORSCHOLT schien 1886 durch seine ausführlichen Studien an den verschiedensten *Insekten* die Entstehung der drei Zellarten aus den undifferenzierten Zellen des Endfadens definitiv bewiesen zu haben. Zwar hatten schon MEYER (1849) und LEYDIG (1867) die Dotterzellen als Abortiveier bezeichnet; METSCHNIKOFF hatte schon 1866 seine embryologischen Untersuchungen veröffentlicht, welche eindeutig zeigten, daß sich die Geschlechtszellen aus Polzellen des furchenden Eies und die Epithelzellen aus kleinen Embryonalzellen differenzieren, welche die Geschlechtsanlage umwachsen. Aber erst als HEYMONS (1891) die embryologischen Befunde METSCHNIKOFFS an verschiedenen Objekten (*Phyllodromia germanica*, *Forficula*, *Gryllus* u. a.) bestätigte, als GIARDINA (1901) zeigen konnte, daß die Nährzellen durch Differenzierungsteilungen aus den Oogonien entstehen, also wirklich abortive Eier sind, als GROSS (1903) die Trennung des Endfadens von der Endkammer entweder durch die Tunica propria oder durch eine Lage quergestellter Zellen bewies und KORSCHOLTS irrige Bilder auf die alleinige Anwendung von konzentriertem Sublimat zurückführte, wurde die Ansicht von CLAUS-KORSCHOLT verlassen.

In den folgenden Jahren brachten eine ganze Reihe von Autoren, wie GRÜNBERG (1903), DAIBER (1905), KAHLE (1908), GÜNTHERT (1910), SCHNEIDER (1915), GUTHERZ (1919), VERHEIN (1921) weitere und zum Teil wertvolle Belege für die frühzeitige Selbständigkeit der Geschlechtszellen und die Abstammung der Nährzellen von den Oogonien bei *Käfern*, *Schmetterlingen*, *Gradflüglern*, *Zweiflüglern* und anderen. Somit scheint für die *Insekten* die Frage nach dem Ursprung der verschiedenen Zellenelemente des *Ovariums* endgültig gelöst zu sein.

Den in Vorstehendem kurz charakterisierten Zeitraum, in dem die Aufmerksamkeit der Zoologen sich vorwiegend der Eibildung zuwandte und in welchem durch vergleichende Beobachtung auf morphologischem Wege wertvolle Erkenntnisse gezeitigt wurden, nennt DEPDOLLA (1927) die erste Periode der Geschlechtszellenforschung bei den *Insekten*. Von der Jahrhundertwende ab rechnet er die zweite Periode, welche ihr besonderes Gepräge erhält durch das Vorwiegen der Chromosomenforschung, und welche bald in das Gebiet der allgemeinen Cytologie und Biologie, im besonderen der Erblichkeitsforschung überleitete. Damit ist die Keimzellenforschung der *Insekten* aus der eigentlichen Entomologie fast ganz herausgelöst worden.

2. Die Entwicklung der Geschlechtsorgane an sich, d. h. die Differenzierung der Keimdrüsen aus der larvalen Anlage ist eine Frage, die bisher nicht zu einem so großen Gegensatz der Meinungen geführt hat. Das liegt darin begründet, daß dieser Vorgang — nach LÉCAILLON (1900) einer der wichtigsten Punkte der Geschichte der *Insekten* — von nur wenigen Autoren in großen Zügen untersucht worden ist und dann meist aus rein deskriptiv entwicklungsgeschichtlichem Interesse (MEYER, 1849, und BESSELS, 1867, bei *Lepidopteren*, LOWNE, 1890, bei *Dipteren*, LÜBBEN, 1907, bei *Trichopteren*). SCHNEIDER (1885) will bei *Corethra* die

Entstehung der Keimdrüsen aus der Flügelmuskulatur des Herzens beobachtet haben. WEISMANN (1864) stellte Untersuchungen an *Musciden* an, um die oben erwähnte Frage nach dem Ursprung der einzelnen Zellelemente des Ovariums zu beantworten. LÉCAILLON (1900) endlich behandelte an *Culex* ein phylogenetisches Problem; er konnte den primitiven Bau des *Culex*-Ovariums mit Hilfe der post-embryonalen Entwicklung als sekundäre Rückbildung erklären. Wir müssen LÉCAILLON zustimmen, wenn er behauptet, daß die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsorgans vom Beginn des Larvenlebens bis zum Zeitpunkt der Reife noch nicht befriedigend behandelt worden ist.

3. Ein nicht minder wichtiges Problem ist die Frage nach dem Zeitpunkt der Geschlechtsdifferenzierung. Als erster stellte HEROLD (1815) an *Schmetterlingen* fest, daß man bei einer eben aus der Eihülle hervorgeschlüpften Larve imstande ist, das männliche und weibliche Geschlecht zu unterscheiden. WEISMANN bestätigte 1864 die frühzeitige Geschlechtsdifferenzierung der *Insekten* bei *Fliegen*-Embryonen, wenn auch die Unterschiede auf den frühen Stadien hier nicht so deutlich erkennbar sind wie bei den *Schmetterlingen*, bei *Corethra plumicornis* z. B. erst nach der vierten Häutung. Auch METSCHNIKOFF suchte 1866 diese Frage durch embryologische Studien zu lösen und fand, daß die Geschlechtsdrüse in allen Embryonen sehr früh angelegt wird, daß aber nur bei gewissen *Insekten* die Differenzierung sehr früh eintritt, z. B. bei *Schmetterlingen* und *Musciden* schon im Embryo, bei *Corethra*, *Simulia*, *Aspidiotus* erst verspätet in der ausgekrochenen Larve. Zu einer gegenteiligen Ansicht kam 1867 LANDOIS. Durch Experimente an *Bienen*-Eiern kam er zu der Überzeugung, daß die aus den Eihüllen eben hervorgeschlüpften Larven noch keine geschlechtlich bestimmte Anlage besitzen, sondern je nach der Ernährung zu *Arbeiterinnen* oder *Drohen* werden können. Aber LANDOIS drang mit seiner Ansicht nicht durch. Die sehr sorgfältigen Untersuchungen der oben zitierten zuverlässigen Forscher sprachen durchaus gegen ihn, und jüngere Autoren, z. B. LÜBBEN (1907) bei *Trichopteren*, HEIMANN (1913) und NATH (1923) bei *Culex* und andere, wiesen erneut eine sehr frühe Geschlechtsdifferenzierung nach. Die cytologischen Ergebnisse der letzten Jahre, nach welchen eine geschlechtliche Differenzierung auch der Somazellen bei den *Insekten* allgemein verbreitet zu sein scheint, mögen hier nur erwähnt werden.

4. Wie bei den Geschlechtszellen, so erhob sich auch bei den Geschlechtsausführungswegen die Frage nach dem Ursprung. Sind sie mesodermaler oder ektodermaler Natur? Während DUFOR (1834), MÜLLER (1837), LOEW (1841), LEUCKART (1847), v. SIEBOLD (1848), CLAUS (1876) die Ausführungsgänge rein deskriptiv untersuchten, nahm PALMÉN 1884 vergleichend anatomische Studien an *Ephemeriden* vor, die durch Heranziehung von Untersuchungen an *Perliden* und *Libelluliden* zu dem Ergebnis führten, daß die Unpaarigkeit des Endabschnittes der Ausführungsgänge in der Tat sekundär entstanden ist und sich aus primären paarigen Anlagen phylogenetisch entwickelt haben muß. Die chitinoöse Auskleidung dieses unpaaren Abschnittes ließ ihn ferner den Schluß ziehen, daß er aus einer vertieften Intersegmentalfalte gebildet, also ektodermalen Ursprungs sei. NUSSBAUM war 1882 auf entwicklungsgeschichtlichem Wege zu demselben Resultate gekommen: Auch bei den *Pediculinen* gehen die paarigen Oviducte aus den mesodermalen Strängen hervor, alle anderen Organe aus ektodermalen Keimen — ein Ergebnis, das von JACKSON¹ bei *Lepidopteren* und von LOWNE, 1890, bei *Dipteren* bestätigt wurde. Entgegen der Meinung NUSSBAUMS nimmt WHEELER¹ auf Grund seiner Untersuchungen an *Xiphidium* (*Orthoptere*) an, daß auch der Uterus mesodermalen Ursprungs ist und nur die Vagina vom Ektoderm stammt, und er erhebt diese Verhältnisse zur Norm für alle *Insekten*. Nach VER-

¹ Siehe Literaturverzeichnis.

SON und BISSON (1896) geht beim Männchen von *Bombyx mori* kein Abschnitt des eigentlichen Ausführungsganges aus der ektodermalen Anlage hervor, beim Weibchen hingegen der Uterus mit seinen Anhängen aus zwei Paar ektodermalen Keim- bzw. Imaginalscheiben. BRÜEL fand dann 1897 bei *Calliphora*, daß sowohl beim Männchen als auch beim Weibchen sämtliche Teile des Ausführungsganges ektodermalen Ursprungs sind. Die gänzliche Verschiedenartigkeit dieser Entwicklungsverhältnisse bei den Insekten weiß BRÜEL (1897) phylogenetisch zu erklären: Danach entstammen bei ursprünglichen Insekten die ganzen Geschlechtsausführwege dem Mesoderm, ein Zustand, der sich bei den Ephemeren erhalten hat. Die Mündung wurde dann durch Faltenbildung des Integuments ins Innere des Abdomens verlegt (*Perliden*), bis nach und nach den mesodermalen Gängen ein ektodermaler Abschnitt hinzugefügt wurde. Bei den Orthopteren, speziell bei *Xiphidium*, ist dieses Stadium erreicht. Der Prozeß schreitet dann weiter fort — der Zweck entzieht sich unserer Beurteilung —, wie JACKSONS Ergebnisse bei weiblichen Lepidopteren zeigen. Auf demselben Stadium, auf dem sich die weiblichen Lepidopteren befinden, beharren auch die *Pediculinen*. BRÜEL ist der Meinung, daß bei höheren Insekten die Ektodermisierung der Geschlechtsausführwege schließlich an der Keimdrüse Halt machen mußte. Dieser Zustand findet sich bei *Calliphora*. Auch aus einer Anzahl Mitteilungen anderer Autoren über die Verhältnisse bei Dipteren, Hemipteren und Hymenopteren konnte BRÜEL Anhaltspunkte für eine Bestätigung seiner Auffassung finden, die sich somit als wahrscheinlich richtig erwies.

Die in Vorstehendem dargelegten Ergebnisse der verschiedenen Autoren sind zwar eindeutig, aber nicht hinreichend für die Lösung der Frage nach dem Ursprung der Geschlechtsausführwege. Vor allem für die Dipteren sind weitere Untersuchungen notwendig, da die verschiedenen Resultate von WEISMANN (1864) und LOWNE (1890) an Musciden und von BRÜEL (1897) an *Calliphora* vermuten lassen — wenn man an der BRÜELSchen Theorie festhält —, daß diese Ordnung ein Übergangsstadium darstellt.

Die nachfolgenden Untersuchungen an *Psychoda alternata* SAY behandeln einmal die Morpho- und Histogenese des Ovariums selbst; zum anderen wollen sie einen Beitrag zur Lösung der oben letztgenannten Frage bringen und wurden daher auf die Entwicklung der Ausführungsgänge ausgedehnt.

Da *Psychoda* zu den ursprünglichen Dipteren zu stellen ist und nach DUFOUR (1851) und A. KOCH (1913) gerade auch hinsichtlich der Geschlechtsorgane primitive Verhältnisse aufweist, durfte eine Untersuchung an diesem Objekt — trotz der Schwierigkeiten, die durch seine geringe Größe gegeben sind — von vornherein als aussichtsvoll erscheinen.

II. Technik.

Über die Zucht von *Psychoda* sind in den Arbeiten von KEMPER (1925), DIRKES (1928) und SCHMIDT (erscheint demnächst) Angaben enthalten. Für die vorliegenden Zwecke wurde zur Fixierung vorwiegend die HENNINGSsche Lösung verwandt, zum Teil ein Gemisch von Formol-Alkohol-Eisessig (40 Teile Aqua dest., 20 Teile 96%igen Alkohol, 6 Teile konzentriertes Formol und 1 Teil Eisessig). Die Schnitte wurden mit Hämatoxylin-HEIDENHAIN oder mit Hämatoxylin-DELAFIELD + Eosin gefärbt.

Eisenhämatoxylin bietet zwar deutliche und klare Bilder, läßt aber Membranen, Tracheenäste und dergleichen nicht deutlich hervortreten und färbt in der Imago den Dotter so stark, daß das Keimbläschen fast völlig verdeckt wird und der Nucleolus von einer Dotterkugel nicht zu unterscheiden ist. DELAFIELD-Eosinfärbung färbt den Dotter intensiv rot und das Keimbläschen violett. Bei Totalpräparaten erwiesen sich Boraxkarmin und einfaches Aufhellen in Nelkenöl oder Kreosot als sehr günstig, um die Lage der Organe und die Ausdehnung der wachsenden Ausführungsgänge zu beobachten; Lichtgrün zeigte besser den Verlauf der Tracheen und der mesodermalen Stränge. Das im hiesigen Institut von früheren Arbeiten her reichlich vorhandene Untersuchungsmaterial wurde mir in dankenswerter Weise zur Verfügung gestellt.

III. Die Entwicklung des Ovariums und seine Ausführungsgänge a) bis zur Verpuppung.

1. Die paarige Anlage der Genitalorgane in der ♀ Larve (vgl. Abb. 3 und 6, G) liegt im 6. Abdominalsegment, dorsal zu beiden Seiten des Darmes (D), gleichsam aufgelagert auf je einen verhältnismäßig großen Fettkörper (FK).

Die jüngsten untersuchten Larven — die eben geschlüpfte Larve mißt 1,1 mm — waren 1,24—1,5 mm lang. Schon auf diesen Stadien ist der Geschlechtsunterschied deutlich — zunächst an den Größenverhältnissen — erkennbar. Bei einer männlichen Keimdrüse ist das Verhältnis der Breite zur Länge z. B. $0,013 : 0,031 \text{ mm} = \text{etwa } 1 : 2,5$, bei einer weiblichen Keimdrüse $0,01 : 0,02 \text{ mm} = 1 : 2$. Die Hodenanlage zeigt somit eine mehr längliche, das Ovar eine mehr rundliche Gestalt. Eine Reihe Messungen haben diese Größenverhältnisse bestätigt, die sich bei allmählichem Wachstum noch stärker ausprägen, indem beim Männchen bald das Verhältnis $1 : 3$ erreicht und sehr schnell überschritten wird. Die weibliche Anlage wächst demgegenüber stärker in der anderen Richtung und zeigt später das Verhältnis $1 : 1$, d. h. eine kugelige Gestalt.

Diesem morphologischen Geschlechtsunterschied, der nach neueren Untersuchungen (LÜBBEN, 1907, bei *Trichopteren*, ZICK, 1911, bei *Lepidopteren*, HASPER, 1911, bei *Chironomus*) das erste deutliche Kennzeichen der Differenzierung ist, entspricht bei *Psychoda* eine gleichzeitig auftretende histologische Differenzierung. Nach WEISMANN (1864), LOWNE (1890) und VERHEIN (1921) soll ein histologischer Geschlechtsunterschied erst dann erkennbar sein, wenn in dem weiblichen Organ schon die Eiröhren bzw. deren Anlagen in Form von zylindrischen Schläuchen zu sehen sind¹. Ein Vergleich von Abb. 1 und 2 zeigt, daß bei *Psychoda* viel

¹ Die Arbeit von HEIMANN (1913) wurde in diesem Zusammenhang nicht erwähnt, weil die wenig gründlichen Untersuchungen 1923 von NATH dadurch widerlegt wurden, daß er bei der schlüpfenden *Culex*-Larve schon „die Eiröhren in einem Grundgewebe aus Fasern und Zellen eingebettet“ fand.

früher eine histologische Differenzierung zu konstatieren ist. Im Innern liegen in beiden Anlagen wenige große Geschlechtszellen, die nach den Untersuchungen von WEISMANN (1863) an *Musca* und HASPER (1911) an *Chironomus* den Polzellen entstammen und in das 6. Abdominalsegment eingewandert sind. Sie unterscheiden sich dadurch, daß die männlichen Zellen große Kerne besitzen und den mit Hämatoxylin-HEIDENHAIN stark gefärbten Nucleolus und die Kernmembran deutlich erkennen lassen. Die Kerne der weiblichen Zellen erscheinen im Verhältnis zum umgebenden Plasma kleiner und sind schwächer gefärbt; sie besitzen

ebenfalls einen Nucleolus, lassen aber die Kernmembran nicht deutlich hervortreten. Das Plasma der weiblichen Zellen färbt sich mit Hämatoxylin-HEIDENHAIN etwas intensiver als das der männlichen.

Am deutlichsten zeigt den Geschlechtsunterschied die Anordnung der Geschlechtszellen. Während die männlichen Zellen Zwischenräume freilassen, schließen die weiblichen Zellen fast lückenlos aneinander. Ein Syncytium mit wenigen kleinen Zellkernen (vgl. Abb. 1 u. 2) umhüllt die Geschlechtszellen. Nach WEISMANN (1863) und HASPER (1911) ist dieses Syncytium mesodermaler Herkunft und im männlichen und weiblichen Geschlecht identisch.

Die Geschlechtsunterschiede sind also in der ganz jungen Larve morphologisch und histologisch leicht festzustellen. Das

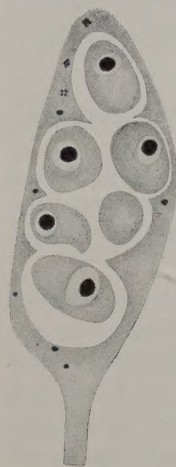


Abb. 1. ♂



Abb. 2. ♀

Abb. 1. Längsschnitt durch die Geschlechtsanlage einer ganz jungen männlichen Larve von *Psychoda alternata* (gezeichnet mit Okular 4, $\frac{1}{12}$ Immersion, Tubuslänge 21 und Zeichenapparat, bei der Reproduktion auf $\frac{6}{10}$ verkl.).

Abb. 2. Querschnitt durch die Geschlechtsanlage einer ganz jungen weiblichen Larve von *Psychoda alternata* (gezeichnet mit Okular 4, $\frac{1}{12}$ Immersion, Tubuslänge 21 und Zeichenapparat, bei der Reproduktion auf $\frac{6}{10}$ verkl.).

läßt vermuten, daß die eben geschlüpfte Larve schon geschlechtlich differenziert ist, was mit der Annahme einer von vornherein geschlechtlich bestimmten Entwicklung der *Insekten* in Einklang steht.

Die kraniale Befestigung der larvalen Geschlechtsanlage des Weibchens weicht vom allgemeinen Typus ab. Ein eigentliches Aufhängeband, das bei fast allen untersuchten *Insekten*, wenigstens in der Larve, festgestellt worden ist, konnte bei *Psychoda* nicht aufgefunden werden. Meist ein wenig anal von der vorderen Spitze tritt seitlich ein fadenartiges Gebilde an die Geschlechtsanlage heran, das kranialwärts weiter verfolgt werden konnte und in den Haupttracheenstamm mündet. Eine Untersuchung an Querschnitten ließ auch diesen Faden als Trachee erkennen (Abb. 4a, N).

Die Tracheenversorgung des weiblichen Geschlechtsorganes dient also zugleich der Befestigung der Genitalanlage. Zweimal findet sich in der Literatur die Angabe einer ähnlichen Abweichung vom allgemeinen Typus: WEISMANN (1864) schreibt, daß bei *Sarcophaga carnaria* die Genitalanlagen in den Fettkörperlappen liegen, in einem sehr kleinen Maschenraum mit feinen „Fäden“ an die benachbarten Fettzellen angeheftet. CHRISTOPHERS (1901) beobachtete, daß bei der eben geschlüpften *Mosquito*-Larve die Genitalanlagen durch eine „Anzahl von Tracheen“ an die Körperwand festgeheftet sind.

Die erwähnte Trachee verläuft analwärts an dem Geschlechtsorgan entlang (Abb. 8, *N*) und sendet in dichter Aufeinanderfolge Äste ab, die das Organ umgreifen und zum Fettkörper übergehen. Die Abzweigungen erfolgen so dicht (Abb. 4 b), daß sie bei einer Schnittdicke von 5μ auf jedem Querschnitt als umhüllende Membran erscheinen. Eine Abweichung findet sich an den beiden Enden der Genitalanlage. Hier ist auf Querschnitten (Abb. 4 a) entweder nur ein oberer bzw. unterer Zweig oder überhaupt kein umgreifender Ast zu sehen. SCHNEIDER (1885) hat bei *Chironomus* etwas Ähnliches beobachtet: „An die Geschlechtsorgane treten immer Tracheen ... sie bilden ein dichtes Netz, das die Gestalt der Genital- und Peritonealhülle nachahmt, aber nicht aus der Genitalanlage entsteht, sondern von den Tracheenstämmen sekundär hineinwächst“.¹

Am kaudalen Ende geht die Keimdrüse in ein Gebilde über, das sehr breit ansetzt und sich fadenartig verjüngend analwärts zieht (vgl. Abb. 3, *GS*, außerdem Abb. 7 und 8, die ein älteres Stadium als das beschriebene darstellen). Zunächst verläuft es am Fettkörper (*FK* in Abb. 3) entlang, biegt dann seitwärts zum Tracheenstamm (*T*) hin, wendet sich im nächsten Segment wieder zur Mediane, sich gleichzeitig der ventralen Seite nähernd, um gemeinsam mit dem Strang des anderen Genitalorganes an die Stelle der Epidermis (*J*) anzusetzen, die sich später zu den Ausführ-

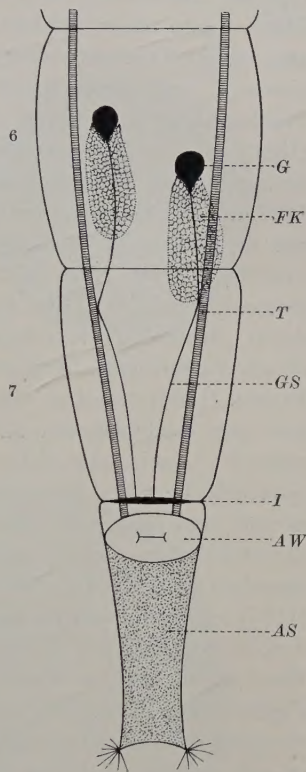


Abb. 3. Schematische Wiedergabe der Genitalanlagen und der Genitalstränge einer weiblichen Larve von *Psychoda alternata*. *AS* Atemsiphon, *AW* Afterwulst, *FK* Fettkörper, *G* Genitalanlage, *GS* Genitalstrang, *I* Imaginalscheibe, *T* Trachee.

¹ Es sei bemerkt, daß bei *Chironomus* außer den Tracheen Aufhängebänder vorhanden sind; vgl. dazu die Untersuchungen von LOEW (1841).

wegen einstülpt. Während bei der ganz jungen Larve zwar die Ansatzstellen am Genitalorgan und an der Epidermis gut zu sehen sind, ist bei der Kleinheit des Objektes auch mit Ölimmersion der lückenlose Verlauf nicht immer gut zu verfolgen, jedoch bei der jungen und mittleren Larve mit Sicherheit festzustellen. Histologisch betrachtet hat dieses Gebilde Ähnlichkeit mit einer Trachee; es kann aber insofern keine Trachee sein, als es nicht in eine Haupt- bzw. Nebentrachee übergeht und eine eigene Tracheenversorgung hat; von der Trachee, die das Ovarium versorgt, und dem MALPIGHISCHEN Gefäß her treten winzig kleine Tracheenäste heran (vgl. S. 26). Mit WEISMANN (1864), NUSSBAUM (1882) und anderen wollen wir diese fadenartigen Gebilde „Genitalstränge“ oder „Mesodermalstränge“ nennen. Bei *Calliphora* (BRÜEL, 1897) und bei *Bombyx mori* (VERSON und BISSON, 1896) weicht der Verlauf der mesodermalen Stränge im männlichen und weiblichen Geschlecht voneinander ab. Nach WEISMANN (1864), NUSSBAUM (1882) und anderen geben sie einem Teil der Ausführwege Ursprung. BRÜEL (1897) sieht in ihnen „Homologa von segmentalen Nephridialgängen“, WHEELER beobachtete ihre erste Anlage in einem Coelomsäckchen und VERSION und BISSON (1896) sprechen von ihrer Schrumpfung bei der „Consolidierung aus dem embryonalen Zellenstreifen der splanchnischen Mesoderm-schicht“. Nach vollendeter Embryonalperiode (WHEELER), während sie noch sehr lang und dünn sind und noch keine Zellen besitzen, gewinnen sie mit dem Keime des Ausführapparates Verbindung, der sich aus dem Hautepithel entwickelt. NUSSBAUM (1882), WEISMANN (1864) und andere sprechen bei der jungen Larve von freier Endigung im Fettgewebe, BRÜEL (1897) von Anheftung an den hinteren Tracheenstamm. WEISMANN (1864) und NUSSBAUM (1882) beobachteten die Vereinigung mit der ektodermalen Einstülpung erst in dem reifen Larven- bzw. Puppenstadium. *Da bei Psychoda die Verbindung mit der Stelle, die sich später zu den Ausführwegen einstülpt, schon in der jungen Larve vorhanden ist, kann man vermuten, daß es sich um eine embryonale Anlage handelt.*

Die ersten Entwicklungsvorgänge in der Geschlechtsanlage bestehen bei geringer Größenzunahme in lebhafter Vermehrung der Geschlechtszellen, den sogenannten Multiplikationsteilungen, die von GIARDINA (1901) für *Dytiscus* und von VERHEIN (1921) für die *Musciden* cytologisch untersucht worden sind. Eine eingehende Untersuchung der Mitosen bei *Psychoda* war insofern nicht möglich, als bei dem vorliegenden Untersuchungsmaterial keine spezielle Kernfixierung und Kernfärbung angewandt wurde. Die kleineren Hüllzellen liegen noch sämtlich peripher. Abb. 1 deutet an, daß sie sich schon vor den Geschlechtszellen zu vermehren beginnen. Bei der weiteren Entwicklung wandern sie zum Teil ins Innere, zwischen die Genitalzellen ein. Mit JÖRGENSEN (1913) wollen wir sie Zwischenzellen nennen. Auf einem Querschnitt durch die Mitte

des Organes sind sie anscheinend zufällig verteilt. Ihre Anordnung erfolgt jedoch nicht regellos, vielmehr finden sich am analen Ende meist Geschlechtszellen mit wenigen Zwischenzellen, am kranialen Ende nur Zwischenzellen, die hier eine ringförmige Anordnung schwach andeuten. Abb. 4a und 4b stellen ein etwas älteres Stadium dar.

Die Anordnung der Zwischenzellen am kranialen Ende (Abb. 4a) läßt drei Ringe erkennen; am analen Ende

hat ebenfalls eine starke Vermehrung und Anhäufung der Zwischenzellen stattgefunden. Abb. 4b gibt einen Schnitt durch die Mitte eines Ovariums wieder. Auf der linken Hälfte (es ist hier und im folgenden von linker bzw.

rechter Hälfte des Schnittes die Rede, um eine eindeutige Orientierung zu ermöglichen; die Lage der großen Genitalzellen in bezug auf die anderen Körperorgane ist sehr variabel, wie weiter unten erläutert werden wird) liegen größere, reifere Geschlechtszellen, die schon von Zwischenzellen umgeben sind, von denen nur die mit Hämatoxylin HEIDEN-

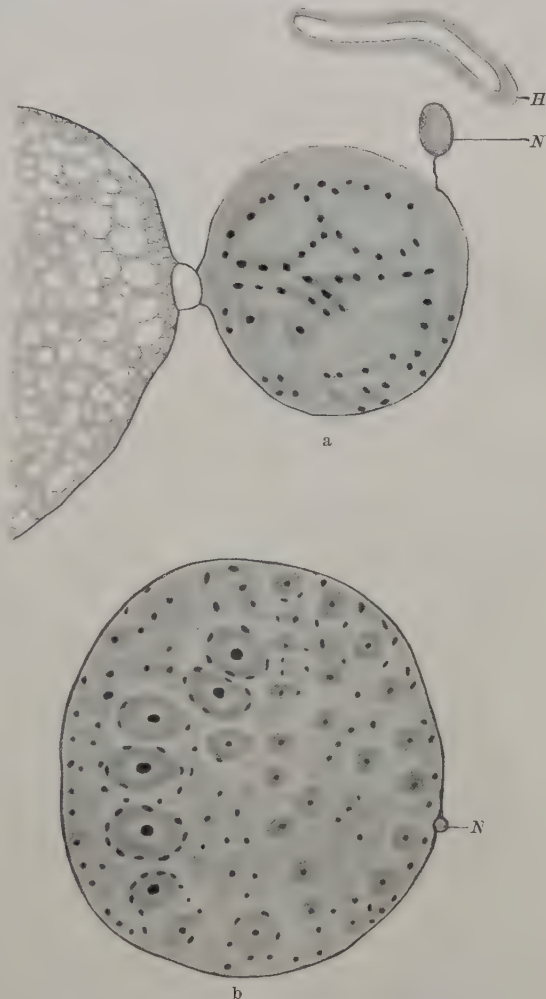


Abb. 4. a Querschnitt durch die weibliche Genitalanlage einer mittleren Larve von *Psychoda alternata* am kranialen Ende. b Querschnitt durch die Mitte der Genitalanlage derselben Larve. H Haupttracheenstamm, N Nebentrachee (gezeichnet mit Okular 3, $\frac{1}{12}$ Immersion, unausgezogenem Tubus und Zeichenapparat, bei der Reproduktion auf $\frac{9}{10}$ verkl.).

HAIN stark gefärbten Kerne deutlich hervortreten. Rechts liegen kleinere (jüngere), noch nackte Genitalzellen, deren Verteilung ebenfalls einen Ring — die Umgrenzung des späteren Lumens — andeutet, der im Inneren

weitere Genitalzellen enthält. Bei der Untersuchung eines Längsschnittes durch die rechte Hälfte konnte festgestellt werden, daß diese jüngeren Genitalzellen in großer Anzahl vorhanden sind und fast bis ans kraniale und anale Ende reichen, während ein Längsschnitt durch die linke Hälfte (Abb. 5) zeigt, daß die reiferen Geschlechtszellen nur einen Raum in der Mitte einnehmen, der ein wenig dem analen Ende genähert ist. Analwärts davon liegen nur Zwischenzellen, oralwärts zunächst jüngere Ge-

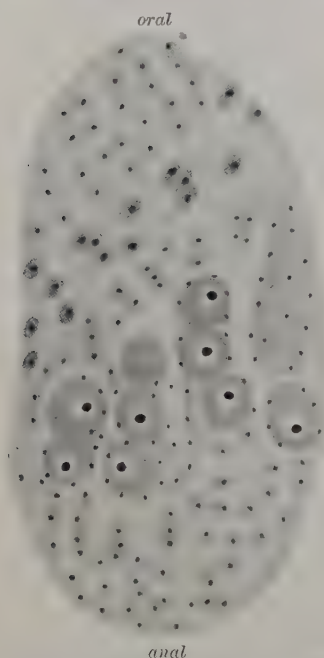


Abb. 5. Längsschnitt durch die linke Hälfte (4b) der Genitalanlage einer mittleren weiblichen Larve von *Psychoda alternata* (gezeichnet mit Okular 3, $\frac{1}{12}$ Immersion, unausgezogenem Tubus und Zeichenapparat, bei der Reproduktion auf $\frac{6}{10}$ verkl.).

nitalzellen und dann Zwischenzellen. Die großen Genitalzellen sind reihenweise hintereinander gelagert — jede von Zwischenzellen umgeben —, so daß man den Eindruck gewinnt, daß bereits die ersten Eiröhren vorhanden sind. In Wirklichkeit stellt jede der großen Genitalzellen mit den sie umgebenden Zwischenzellen die Anlage einer Eiröhre dar.

Ein gleiches Entwicklungsstadium beschreibt WEISMANN (1864) für *Sarcophaga carnaria*: „Sodann besteht der Inhalt der Ovarikapseln aus der früheren kleinzelligen Grundmasse, in welcher solide ... walzige Stränge eben derselben Zellen eingebettet sind.“... „Noch am 7. Tage nach der Verpuppung nehmen die Eiröhren nur eine schmale Zone des birnförmigen Ovariums ein, sie liegen dicht aneinander in der Längsrichtung des Organes und besitzen noch eine äußerst einfache Struktur, im wesentlichen noch ganz die frühere, nur sind die Zellen im Innern größer und dadurch deutlicher geworden.“

Wie in den oben beschriebenen Stadien die größten Geschlechtszellen zuerst am analen Ende zu finden sind, so setzt auch weiterhin die Entwicklung am analen Ende ein und schreitet oralwärts fort. Der nächste Schritt ist bei starker Größenzunahme des ganzen Organes die Ausbildung des angedeuteten Lumens (vgl. S. 9), das innerhalb eines von Zwischenzellen gebildeten Syncytiums auftritt. Wir wollen es mit LÜBBEN (1907) den Ursammelgang nennen. Der anale Teil der Ovaranlage (Abb. 7) ist entsprechend der oben beschriebenen Verteilung der Zwischenzellen ganz vom Ursammelgang ausgefüllt, der sich oralwärts an den reiferen Geschlechtszellen vorbei zum vorderen Teil der Geschlechtsanlage (vgl. Abb. 8 — die ein etwas älteres Stadium darstellt

als das hier beschriebene — und den Querschnitt in Abb. 6) hin erstreckt und schließlich etwas zur Mitte der Genitalanlage umbiegt. Die jüngeren Genitalzellen (Abb. 6 und 8, *jG* — Abb. 6 und 8 stellen ein älteres Stadium als das im Text beschriebene dar, weshalb die jüngeren Genitalzellen größer erscheinen als die Genitalzellen in den Eiröhren, vgl. S. 12 —) liegen jetzt zum Teil im Syncytium des Ursammelganges nach der Seite hin, die an die Oberfläche der Ovarialanlage grenzt, zum Teil noch im Innern des Ursammelganges, regellos verteilt auf Plasmabrücken, die Reste der ursprünglich soliden Zellmasse sind. Eine

Untersuchung des Querschnittes am analen Ende zeigt zwei bis drei Ringe von Zwischenzellen, wie sie in jüngeren Stadien am oralen Ende (Abb. 4 a) liegen (vgl. S. 12). Am kranialen Ende finden sich die Zwischenzellen nicht mehr wie auf früheren Stadien in großen Ansammlungen vor. Sie sind auf die Genitalzellen zugewandert und haben diese

eingeschlossen. Wie es scheint (vgl. Abb. 6), ist auf diesen frühen Stadien die Lage des Ursammelganges innerhalb des Organes keine der Richtung nach fest bestimmte. Entsprechend der ersten Anordnung der großen Genitalzellen bildet er sich bei einer und derselben Larve in der einen Anlage

auf der dem Darm zugekehrten Seite, in der anderen Genitalanlage mehr dorsalwärts, wie in Abb. 6 oder sogar auf der dem Darm abgewandten

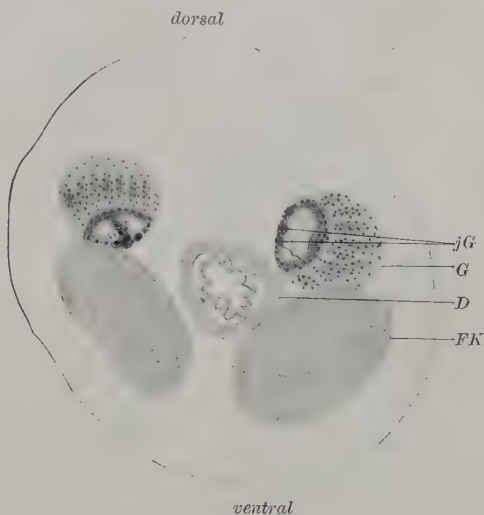


Abb. 6. Querschnitt durch eine ältere weibliche Larve von *Psychoda alternata*. *D* Darm, *FK* Fettkörper, *G* Genitalanlage, *jG* jüngere Genitalzellen (gezeichnet mit Okular 4, Seibert 2, Tubuslänge 17 und Zeichenapparat, bei der Reproduktion auf $\frac{6}{10}$ verkl.).

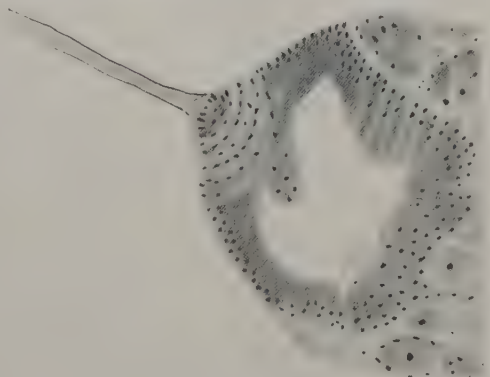


Abb. 7. Längsschnitt durch die Genitalanlage einer älteren weiblichen Larve von *Psychoda alternata* (gezeichnet mit Okular 1, $\frac{1}{12}$ Immersion, Tubuslänge 17 und Zeichenapparat, bei der Reproduktion auf $\frac{6}{10}$ verkl.).

Seite. Ob dabei physiologische oder mechanische Einflüsse eine Rolle spielen, läßt sich hier nicht entscheiden. Bemerkenswert (Abb. 7 und 8)

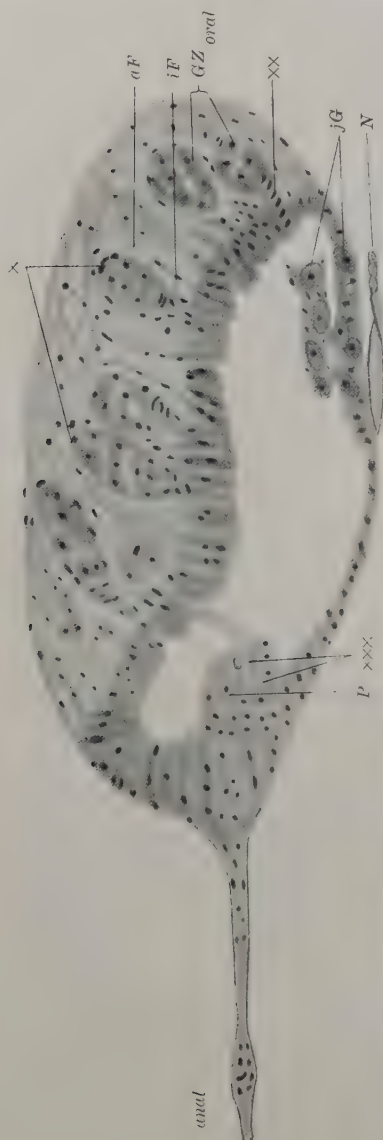


Abb. 8. Längsschnitt durch die Genitalanlage einer reifen weiblichen Larve von *Psychoda alternata* aF äußeres Follikel epithel, iF inneres Follikel epithel, GZ Genitalzellen, jG junctionale Zellen, N Nephridium, P Proctodaeum, XX Ovarien, Tubuslänge 17 µm. Der Genitalstrang ist aus den nachfolgenden Schnittbildern (g-zeichnet mit Okular 1, 1/12 Immersion, Tubuslänge 17 µm und Zeichenapparat, bei der Reproduktion auf 1/2 vergrößert).

ist eine Anhäufung der Zwischenzellen an der Stelle des Ursammelganges, an welcher der Genitalstrang inseriert. Die Zellen sind hier stets in lebhafter Teilung (Abb. 8, $\times \times \times$) und in solcher Menge angesammelt, daß im Innern des Ganges stets ein Zellpfropf liegt, in den das Lumen in mehreren Zipfeln hineinragt (P), so daß ein Querschnitt durch diese Stelle der Genitalanlage ein mehrfaches Lumen zeigt (vgl. S. 11). Die Bedeutung dieses Pfropfes wird sich bei der Untersuchung der Puppe erkennen lassen.

Ein letztes Stadium der Ovarialentwicklung ist in Abb. 8 dargestellt. Die Eiröhren sind nunmehr deutlich als solche zu erkennen. Im Innern jeder Eiröhre liegen mehrere Genitalzellen (GZ), die sich histologisch und auch hinsichtlich der Größe von den sie umgebenden Zwischenzellen nur wenig unterscheiden. Es haben die Differentialmitosen begonnen, in denen nach den Untersuchungen von GIARDINA (1901) und anderen aus einer Urgeschlechtszelle in vier Teilungen 16 Zellen resultieren, die nun merklich kleiner

sind als die noch vorhandenen jüngeren Genitalzellen im Syncytium des Ursammelganges. Jede Eiröhre ist umgeben von zwei noch nicht ganz deutlich ausgeprägten Reihen von Zwischenzellen (Abb. 8, iF u. aF)

(Follikelzellen), die in das Epithel des Ursammelganges unmittelbar übergehen, so daß der gemeinsame Ursprung der Follikelzellen und der Zellen des Ursammelganges noch deutlich zu erkennen ist. Die innere Schicht zeigt an der dem Ursammelgang zugewandten (proximalen) Seite eine Reihe quergestellter Zellen ($\times \times$), die eine stielartige Verbindung der Eiröhre mit dem Ursammelgang herstellen. Beachtenswert sind einige wenige quergestellte Zellen ($\times$) an dem vom Ursammelgang abgekehrten (distalen) Ende der Eiröhren. Ihre Bedeutung wird bei der weiteren Entwicklung in der Puppe klar werden. Die Zellgrenzen der inneren und der äußeren Follikelzellen sind nicht deutlich festzustellen. Zwischen den Eiröhren liegen Kerne der Zwischenzellen in schwachen und unregelmäßigen Plasmasträngen, womit der Beginn einer Auflockerung bzw. Auflösung des Zwischenzellensyncytiums angedeutet ist.

Die Eiröhren sind auf diesem Stadium der Entwicklung mehr oder weniger senkrecht zur Längsachse der Ovarialanlage angeordnet, während in früheren Stadien (Abb. 5 und 9, I) die scheinbaren Eiröhren in der

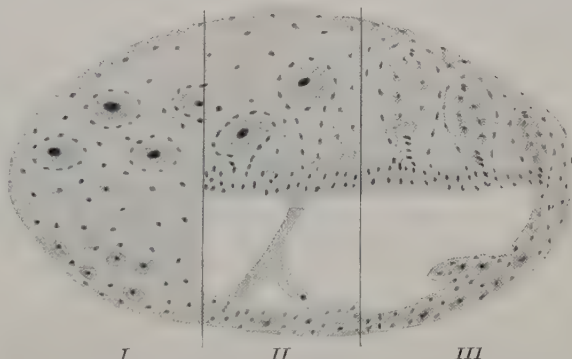


Abb. 9. Schematische Wiedergabe der „Drehung“ der Eiröhren (siehe Text). I, II, III: 3 aufeinanderfolgende Stadien der Ovarialentwicklung.

Richtung der Längsachse lagen. Daß keine Drehung stattgefunden hat, ergibt sich aus dem Vorhergegangenen: Es hat lediglich jede Genitalzelle sich mit Follikelzellen umgeben (Abb. 9, II) und ihre Differentialmitosen durchgemacht (III), wobei die so entstandene Eiröhre sich senkrecht zum Ursammelgang in die Länge gestreckt und mit diesem Kontakt gewonnen hat.

In der Literatur finden sich mehrfach Angaben über eine „Drehung“ der Eiröhren. So wird von LÜBBEN (1907) eine Drehung bei *Trichopteren* beschrieben und auf den Zug der Endfäden zurückgeführt. SCHNEIDER (1885) weiß bei *Chironomus* diese Drehung nicht zu erklären, und LOWNE (1890, *Blowfly*) schreibt: „Das ganze Ovar hat nun auch seine Lage geändert. Die Oberfläche, aus welcher der Ovidukt gebildet wird, ist nun zur Ventralseite des Insekts gedreht, so daß die Längsachsen der Tuben senkrecht zur Körperachse stehen“¹. Aus WEISMANNs Angaben (1864, siehe

¹ Der Text ist wörtlich ins Deutsche übersetzt.

oben) läßt sich nicht erkennen, ob die Eiröhren bei den *Musciden* nachträglich eine „Drehung“ erfahren. Es ist jedoch anzunehmen, daß die „soliden walzigen Stränge“ in den Ovarialsäckeln der jungen *Musciden*-Larve identisch sind mit den großen, in der Längsrichtung hintereinander gelagerten Genitalzellen von *Psychoda*, und daß hier, wie in all den erwähnten Fällen die ersten Anlagen der „Eiröhren“ in der Längsrichtung nur scheinbar Eiröhren sind.

2. Während nach Vorstehendem die Ovarien schon während des Larvenlebens eine weitgehende Differenzierung erfahren, vollzieht sich die Entwicklung der Geschlechtsausführwege in der Hauptsache erst in der Puppenruhe. In der ganz jungen Larve ist an der ventralen Grenze zwischen dem 7. und 8. Abdominalsegment, also am vorderen Rande des

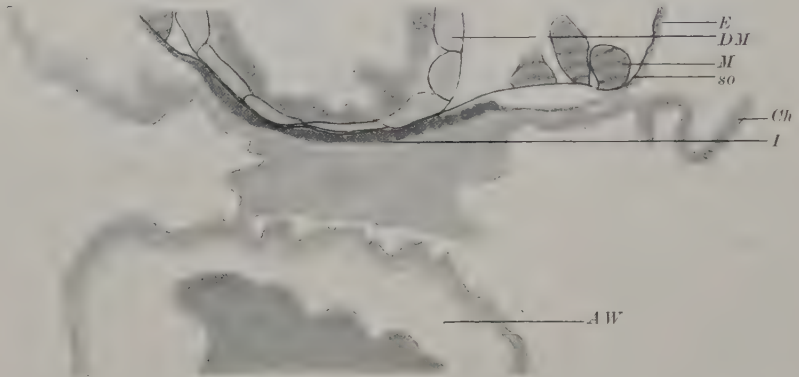


Abb. 10. Querschnitt durch die Anlage des Ausführungsanges einer jungen Larve von *Psychoda alternata*. *A W* Afterwulst, *Ch* Chitinhülle, *DM* Darmmuskelschicht, *E* Epidermis, *I* Imaginalscheibe, *M* Muskel, *so* somatisches Blatt des Coeloms (gezeichnet mit Okular 1, $\frac{1}{12}$ Immersion, unausgezogenem Tubus und Zeichenapparat, bei der Reproduktion auf $\frac{6}{10}$ verkle.).

Siphonalsegmentes und direkt vor dem Afterwulst eine geringe Verdickung der Epidermis zu beobachten, die allerdings nur auf günstigen Schnitten deutlich hervortritt. Es ist die Anlage der Imaginalscheibe, die sich später zu den Ausführungsgängen einstülpt. Schärfer prägt sich diese Epidermisverdickung erst dann aus (Abb. 3 und 10, *I*), wenn in der Ovarialanlage die Multiplikationsteilungen stattgefunden haben und die Zwischenzellen zum Teil ins Innere gewandert sind. Die Verdickung ist wie die Epidermis (Abb. 10, *E*) intensiver gefärbt als die Gewebe der Umgebung. Zellgrenzen und Zellkerne sind nur andeutungsweise zu erkennen. Bemerkenswert ist die Ausdehnung der Anlage der Quere nach. Dorsalwärts berührt sie den Darm (*DM*), nur durch eine dünne Lamelle des somatischen Mesoderms (*so*) von ihm getrennt. Auffallenderweise setzt sich die Epidermisverdickung analwärts zu beiden Seiten des Afters fort. Diese „pleuralen“ Verdickungen bleiben während des ganzen Larven-

lebens erhalten, haben aber scheinbar keinerlei funktionelle Bedeutung. Ähnlich wie bei *Calliphora* (BRÜEL, 1897) wurden offenbar die Ausführungsgänge bei *Psychoda* ursprünglich als zwei seitliche und eine mediane Imaginalscheibe angelegt, die sich sekundär vereinigten (vgl. auch VERSON und BISSON, 1896). Ein Vergleich der Poststernalborsten (*PStB* nach der Bezeichnung FEUERBORNS, 1927, Textabb. 4, 5 und 7, S. 176 und 177) des 8. Segmentes mit denen der vorhergehenden Abdominalsegmente — die *PStB* 8 inserieren nicht direkt zu beiden Seiten der Mediane, sondern sind zu den Pleuren verschoben — legt die Vermutung nahe, daß der After sich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung bei *Psychoda* nach vorn verlagert und die *PStB* 8 zur Seite gedrängt hat. Dabei ist er soweit vorgedrungen, daß jetzt die Pleuralverdickungen der Epidermis (bei *Calliphora* die beiden seitlichen Imaginalscheiben) zu beiden Seiten des Afters liegen und nicht mehr in die ursprüngliche Funk-

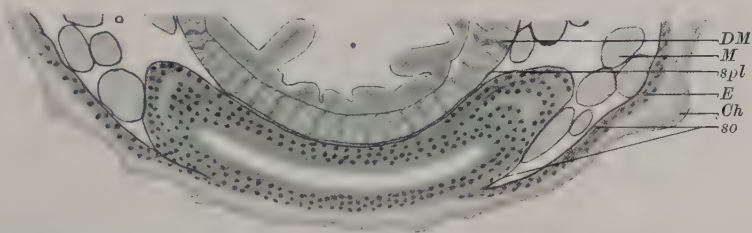


Abb. 11. Querschnitt durch die Anlage des Ausführungsganges einer mittleren weiblichen Larve von *Psychoda alternata*. *Ch* Chitinhülle, *DM* Darmmuskelschicht, *E* Epidermis, *M* Muskel, *so* somatisches Blatt des Coeloms, *spl* splanchisches Blatt des Coeloms (gezeichnet mit Okular 1, $\frac{1}{12}$ Immersion, unausgezogenem Tubus und Zeichenapparat, bei der Reproduktion auf $\frac{6}{10}$ verkl.).

tion treten können. Allerdings muß dahingestellt bleiben, in welcher Beziehung die genannten Sinnesborsten bzw. ihre Innervierungen zu dem pleuralen Teil der Imaginalanlage stehen, worüber Untersuchungen bisher nicht angestellt sind. Oralwärts inserieren an die erste Anlage des Ausführungsganges die beiden Genitalstränge (vgl. Abb. 3).

Die Weiterentwicklung geht derart vor sich, daß die Verdickung sich in der ganzen Breite ihrer Anlage oralwärts einstülpt und im Innern ein Lumen ausbildet. Abb. 11 zeigt einen Querschnitt dieses Stadiums. In eine einheitliche Plasmamasse sind kleine, intensiv gefärbte Kerne in großer Menge eingelagert. An beiden Seiten sieht man die Anlage noch unmittelbar in die Epidermis (*E*) übergehen. Das somatische Peritoneum (*so*) legt sich ganz um die Innenseite der Anlage und zeigt so deutlich deren ektodermalen Ursprung.

Noch während der Larvenperiode erfolgt ein weiterer Entwicklungsschritt. Ein Längsschnitt durch ein älteres Stadium (Abb. 12) zeigt deutlich, daß analwärts vom Ausführungsgang sich eine neue Einstülpung absondert, die Anlage der „Kittdrüsen“ (*KA*). Abb. 12 sowohl wie die

Querschnitte der Abb. 13 a und b lassen erkennen, daß die beiden Anlagen aus gemeinsamer Grundlage ihren Ursprung nehmen und von einem einheitlichen syncytialen Gewebe umgeben sind, dessen Zillenelemente sich um die beiden Gänge in dichter epithelialer Lage ordnen. Die Anlage der Kittdrüsen ist zunächst einfach, sondert sich aber bald oralwärts in zwei getrennte Bildungen, wie die Anordnung der Zellkerne in der Abb. 13 a dies bereits andeutet. Bemerkenswert ist noch, daß die Anlage des Ausführapparates kranialwärts im Zusammenhang mit dem Zurückweichen des Darmes von der Ventralseite statt der ursprünglich

breiten Sichelform eine mehr rundliche Gestalt annimmt. Die Anlage des Ausführungsapparates gewinnt kranialwärts nur sehr langsam an Ausdehnung. Ihre Länge in der reifen Larve ist gleich der Breite an der Mündung und beträgt etwa 0,13 mm.

Einer Erwähnung bedarf noch die Entwicklung der Genitalstränge in der Larve. Während bei der jungen Larve keine Kerne im Genitalstrang festzustellen sind, zeigt der Strang zur Zeit der Multiplikationsteilungen in der Ovarialanlage in der verdichteten äußeren Schicht (Membran, vgl. Abb. 7 u. 8) vereinzelte Kerne, die nur auf Längsschnitten erkennbar sind. Sobald sich der Ursammelgang des Ovariums ausgebildet hat, ist in-

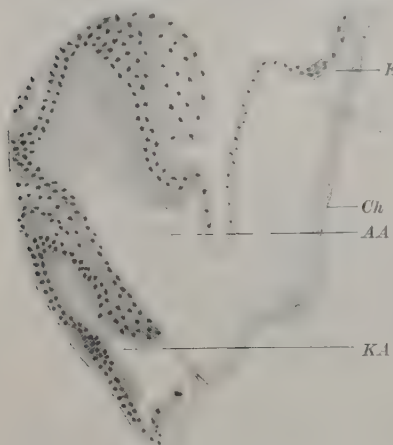


Abb. 12. Längsschnitt durch die Anlage des Ausführungsganges einer älteren weiblichen Larve von *Psychoda alternata*. AA Anlage des Ausführungsganges, Ch Chitinhülle, E Epidermis, K.1 Kittdrüsenanlage (gezeichnet mit Okular 1, $\frac{1}{12}$ Immersion, unausgezogenem Tubus und Zeichenapparat, bei der Reproduktion auf $\frac{6}{10}$ verkl.).

sofern eine Veränderung der Genitalstränge vor sich gegangen (vgl. Abb. 8, die jedoch ein weiter vorgeschrittenes Stadium wiedergibt), als in gewissen Abständen, analwärts immer dichter aufeinanderfolgend, knotenartige Verdickungen mit Zellkernen im Innern auftreten. Kurz vor der Vereinigung mit der Anlage des Ausführungsganges ist die Membran des Stranges bereits aufgelöst, der Strang ist verhältnismäßig dick geworden und zeigt viele Zellkerne, so daß er histologisch mit dem Syncytium des Ausführungsganges übereinstimmt. Natürlich erhebt sich jetzt die Frage, woher die Kerne in den Strängen stammen. Falls sie nicht im Strang selbst entstehen — dagegen spricht die Struktur der Genitalstränge in der jungen Larve (vgl. oben) — müssen sie eingewandert sein. Da es nicht wahrscheinlich ist, daß sie von der Ovarialanlage herkommen, da diese gegen den Strang abgegrenzt ist (Abb. 7 und 8), kommt die Ein-

wanderung von der ektodermalen Anlage des Ausführungsapparates her in Frage, womit die dichtere Anhäufung der Kerne nach dem analen Ende des Stranges zu in Einklang stehen würde. Bei dieser Annahme würden also die Kerne als ektodermale Bildungen aufzufassen sein.

Bei der reifen Larve (Abb. 8) enthält der ganze Strang zahlreiche Zellkerne; die knotenartigen Verdickungen und die Membran, wenigstens am kranialen Ende, sind noch vorhanden.

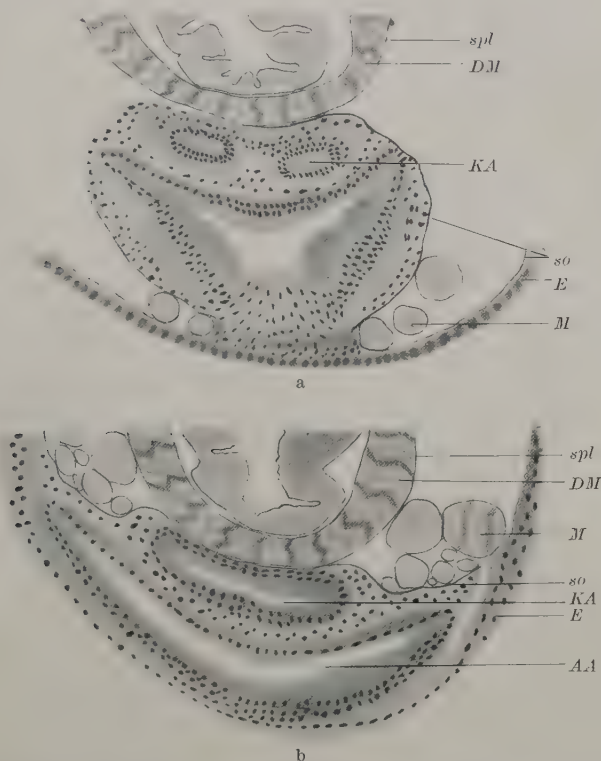


Abb. 13. a Querschnitt durch die Anlage des Ausführungsganges einer älteren weiblichen Larve von *Psychoda alternata*. b Dasselbe 25 μ analwärts. AA Anlage des Ausführungsganges, DM Darmmuskelschicht, E Epidermis, KA Kittdrüsenanlage, M Muskel, so somatisches, spl splanchnisches Blatt des Coeloms (gezeichnet mit Okular 1, $\frac{1}{12}$ Immersion, unausgezogenem Tubus und Zeichenapparat, bei der Reproduktion auf $\frac{1}{10}$ verkl.).

WEISMANN (1864) hat direkte Beobachtungen, wie das Zellmaterial zu diesen Strängen beschafft wird, nicht angestellt. Von den meisten Autoren wurden die Stränge erst untersucht, nachdem sie zelliges Material aufwiesen. BRÜEL (1897) stellt den Vorgang bei *Calliphora* in umgekehrter Folge dar. Nach ihm verkürzen sich die anfänglich aus dicht gedrängten, länglichen Zellen bestehenden Stränge, die an den großen, lateral-ventralen Tracheenast angeheftet sind, und geben ihre hintere An-

heftung auf, gleichzeitig streckenweise ihre Kerne verlierend, so daß sie an vielen Stellen sehr dünn erscheinen und den Eindruck rudimentärer Gebilde machen. Trotz Benutzung der homogenen Immersion ist es BRÜEL nicht gelungen, „Verlauf und namentlich Endigung sicher festzustellen“. Er spricht die Möglichkeit aus, „daß sie sich an die Oviduktanlagen heften“, die jedoch rein ektodermal gebildet sind, so daß „jenen Strängen selbst dann nur etwa die Bedeutung von Leitbändern zugemessen werden könnte“.

b) Die Weiterentwicklung der Anlagen während der Puppenruhe.

1. In der jungen, eben geschlüpften Puppe sind gegenüber der reifen Larve noch keine wesentlichen Veränderungen nachzuweisen. Die

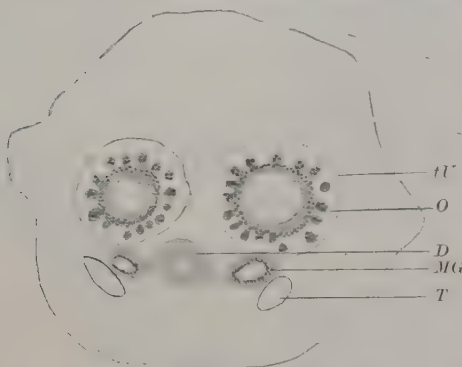


Abb. 14. Querschnitt durch eine junge weibliche Puppe von *Psychoda alternata*. D Darm, MG MALPIGHISCHES Gefäß, O Ovarium, T Trachee, tU tracheale Umhüllung (gezeichnet mit Okular 3, Seibert 2, unausgezogenem Tubus und Zeichenapparat, bei der Reproduktion auf $\frac{1}{10}$ verkle.).

Zwischenzellen des Ovariums haben sich weiterhin aufgelöst, was auch durch ihre

Färbung zum Ausdruck kommt. Im Gegensatz zu den rötlicher gefärbten Geschlechts- und Follikelzellen färben sie sich mit Hämatoxylin-HEIDENHAIN bläulicher. Die Plasmabrücken im Innern des Ursammelganges (vgl. S. 11) sind geschwunden, die jüngeren Genitalzellen im Syncytium des Ursammelganges und im Innern des Ganges sind in der jungen

Puppe noch vorhanden. Auch diese jüngeren Genitalzellen werden im weiteren Verlauf der Entwicklung von Zwischenzellen eingeschlossen und zu Eiröhren differenziert (vgl. S. 12), dabei wird der Ursammelgang ganz ins Innere der Ovarialanlage verlagert und der Ring der Eiröhren um den Gang vollständig geschlossen (Abb. 14; vgl. auch A. KOCH, 1913, Textabb. 22, S. 47). In dem Maße, wie der Ring der Eiröhren um den Ursammelgang sich mehr und mehr schließt, löst sich die tracheale Umhüllung der larvalen Ovarialanlage auf (Abb. 14, tU), indem nunmehr die einzelnen Eiröhren ihre gesonderte Tracheenversorgung erhalten (Abb. 15 und 17, N). Die einzelnen Eiröhren werden dabei isoliert (Abb. 14, 15 und 17), indem die zwischen den Eiröhren ursprünglich vorhandenen Zellelemente bzw. Plasmabrücken verschwinden (vgl. S. 13), so daß nur die Anheftung an den Ursammelgang bestehen bleibt. Die innere Follikelschicht ist mehrschichtig (Abb. 15, iF) und setzt sich jetzt deutlich stielartig in den Ursammelgang fort, wie es ähnlich auch

WEISMANN (1864) und LOWNE (1890) beobachtet haben. Die Genitalzellen im Innern der Eiröhren nehmen bedeutend an Größe zu, ihre Kerne zeigen deutlich einen großen Nucleolus und die Kernmembran (so daß jede einzelne Eiröhre der Ovarialanlage in der ganz jungen Larve vergleichbar ist). In jeder Eiröhre sind stets 16 Zellen vorhanden, von denen diejenige, die dem Ursammelgang zugewandt ist, bald eine histologische Sonderdifferenzierung erfährt und sich als Eizelle (Abb. 15, *EZ*) erweist. In dem Plasma dieser Eizelle treten kleine Kügelchen auf, die sich mit Hämatoxylin-HEIDENHAIN intensiv schwarz färben. Der Eikern bleibt zunächst unverändert. An dem distalen Ende der Eiröhre, an welchem in der reifen Larve einige quergestellte Zellen lagen (Abb. 8, $\times$; vgl. S. 13), hat sich jetzt eine zweite Eikammer gebildet. In dem der

Abb. 15 zugrunde gelegten Schnitt ist die zweite Eikammer (2.*E*) eben angeschnitten. Abb. 17 (2.*E*) zeigt ein weiter entwickeltes Stadium der Anlage, auf dem sich die zweite Eikammer mit einigen großen Genitalzellen im Innern und der stielartigen Verbindung mit der ersten Eikammer deutlich erkennen läßt.

Im mittleren Puppenstadium setzt eine äußerst rasche Entwicklung der Genitalorgane ein, die einerseits in einer gewaltigen Größenzunahme, andererseits in weiterer histologischer Differenzierung besteht. Die Entwicklung erfolgt so sprunghaft, daß stufenweise aufeinanderfolgende Übergangsstadien nicht gefunden werden konnten.

Der Ursammelgang streckt sich stark in die Länge, wobei seine Wandung einschichtig wird (Abb. 17, *U*) und der Zellpfropf (vgl. S. 12) am analen Ende des Ganges verschwindet. Die Bildung des Zellpfropfes in der Larve stellt somit eine Anhäufung von Zellmaterial dar, das bei der starken Ausdehnung des Ursammelganges im mittleren Puppenstadium zur Verwendung kommt. Der Genitalstrang ist eine kurze Strecke vom Ursammelgang wulstartig umgeben. Eine Untersuchung von Querschnitten (Abb. 16) durch diesen analen Abschnitt des Ursammelganges zeigt den Genitalstrang (*GS*) auf mehreren Schnitten im Innern des Ursammelganges.

Der Ursammelgang, der bei höheren Insekten wieder rückgebildet wird

2*

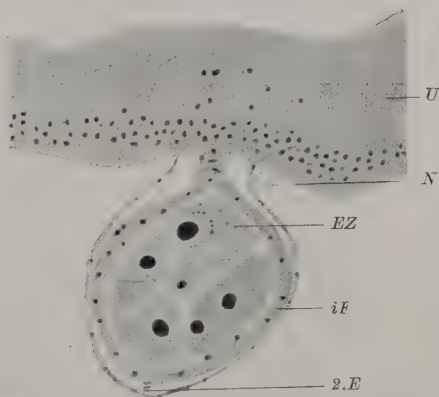


Abb. 15. Querschnitt durch die Eiröhre einer jungen Puppe von *Psychoda alternata*, *EZ* Eizelle, *iF* inneres Follikelepithel, *N* Nebentrachee, *U* Ursammelgang, 2.*E* 2. Eikammer (gezeichnet mit Okular 3, $\frac{1}{12}$ Immersion, Tubuslänge 17 und Zeichenapparat, bei der Reproduktion auf $\frac{1}{2}$ verkl.).

(LÜBBEN, 1907, bei *Trichopteren*), tritt bei *Psychoda* in volle Funktion und wird zum oralen Abschnitt des paarigen Oviduktes.

Der Eiröhrenstiel (Abb. 17), der von der inneren Follikelschicht gebildet war, verschwindet allmählich, indem eine Größenzunahme des Eies erfolgt und die Follikelschicht auseinander weicht. Die äußere Follikelschicht (*aF*) ist membranartig verdünnt und zeigt nur noch vereinzelte Kerne.

Die histologische Differenzierung im Innern der Eiröhre zeigt folgende Verhältnisse: Die mit der Eizelle (*EZ*) in das Innere eingeschlossenen Genitalzellen sind jetzt deutlich als Nährzellen (*NZ*) erkennbar. Ihre Kerne verraten den Beginn einer sezernierenden Funktion. Um den sich mit Hämatoxylin-



Abb. 16. Querschnitt durch den analen Abschnitt des Ursammelganges einer jungen weiblichen Puppe von *Psychoda alternata*. *GS* Genitalstrang (gezeichnet mit Okular 1, $\frac{1}{12}$ Immersion, unausgezogenem Tubus und Zeichenapparat, bei der Reproduktion auf $\frac{6}{10}$ verkl.).

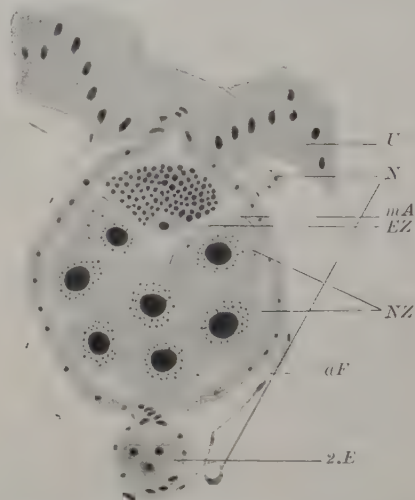


Abb. 17. Querschnitt durch die Eiröhre einer älteren Puppe von *Psychoda alternata*. *aF* äußeres Follikel-epithel, *EZ* Eizelle, *mA* membranartige Abgrenzung, *N* Nebentrachee, *NZ* Nährzellen, *U* Ursammelgang, *2.E* 2. Eikammer (gezeichnet mit Okular 3, $\frac{1}{12}$ Immersion, Tubuslänge 17 und Zeichenapparat, bei der Reproduktion auf $\frac{6}{10}$ verkl.).

HEIDENHAIN tiefschwarz, mit Eosin rot färbenden Nucleolus sind viele feine Körnchen aufgetreten, die sich allmählich vergrößern, später als dicke Chromatinbrocken dem Nucleolus aufsitzen und sich mit HEIDENHAIN schwarz, mit DELAFIELD blau färben. Das Plasma der dem Ei benachbarten Nährzellen (Abb. 17) enthält einige feine Kügelchen und an der dem Ei zugewandten Seite eine sich dunkel färbende membranartige Abgrenzung (*mA*), die manchmal auch an den übrigen Nährzellen schwach zu beobachten ist. Durchtrittsstellen für Nährmaterial in der Membran der Nährzellen, wie VERHEIN (1923) sie bei *Musciden* beobachtet hat, konnten bei *Psychoda* nicht festgestellt werden. Das Plasma der Eizellen ist dicht mit Dotterkügelchen gefüllt, die bei DELA-

FIELD-Eosinfärbung in der Mitte rot gefärbt sind und einen blauen Rand zeigen, eine Beobachtung, die auch NATH (1923) bei *Culex* gemacht hat. Nach VERHEIN (1921) geht „diese ganze Art der Dotterbildung spontan vor sich“. Der Eikern hat jetzt bedeutend an Größe verloren (vgl. Abb. 15 und 17). Er hat einen sehr kleinen Nucleolus und als Abgrenzung gegen das Plasma eine Kernmembran. Seine Lage im Eiplasma ist stets den Nährzellen zugekehrt. Der Eikern erfährt also nach eingetretener Dotterbildung eine histologische Veränderung. Die Frage, ob er an der Dotterbildung aktiv beteiligt ist, muß demnach in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von GIARDINA (1901, *Dytiscus*) und entgegen der Ansicht von VERHEIN (1921, *Musciden*) und NICHOLSON (1921, *Anopheles*) wohl dahin beantwortet werden, daß er sekundär durch die Dotterbildung beeinflusst wird.

Als letzter Entwicklungsschritt in der Puppe erfolgt eine starke Größenzunahme der Eiröhren, so daß schließlich fast das ganze Abdomen von den beiden Ovarien ausgefüllt wird. Dabei verlieren die einzelnen Eiröhren ihre senkrechte Stellung zur Körperachse und wen-

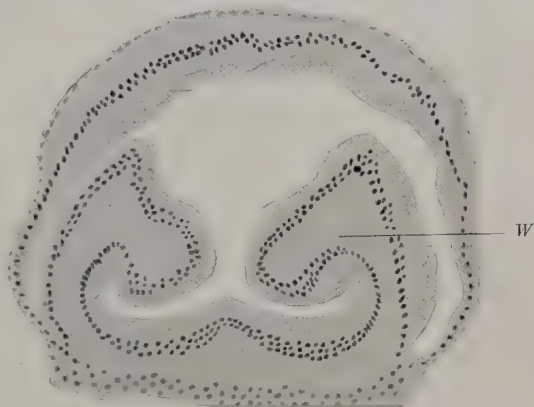


Abb. 18. Querschnitt durch den mittleren Teil des Ausführungsganges einer jungen weiblichen Puppe von *Psychoda alternata*. W Wülste (gezeichnet mit Okular 1, $\frac{1}{12}$ Immersion, Tubuslänge 17 und Zeichenapparat, bei der Reproduktion auf $\frac{2}{3}$ verkl.).

den sich mit ihrem distalen Ende kranialwärts, so daß ein Querschnitt durch die Puppe auch Querschnitte durch die Eiröhren liefert. Der Ursammelangang (vgl. A. KOCH, 1913, Textabb. 22, S. 47) zeigt Einfaltungen nach dem Lumen zu und ist gegen jede Eiröhre an der Berührungsstelle (Abb. 17 und 24) ein wenig vorgestülpt. Das äußere Follikelepithel der Eiröhren, das schon in der mittleren Puppe (vgl. S. 20) membranartig verdünnt ist, war in diesem Stadium nicht mehr aufzufinden. Die Eizelle hat auf Kosten der Nährzellen bedeutend zugenommen, die Dotterkugeln im Eiplasma sind zahlreicher und größer geworden.

2. Der Ausführungsgang erfährt in der jungen Puppe gegenüber der reifen Larve nur eine geringe Veränderung. In dem Maße, wie der larvale Darm reduziert wird, verlagert sich die Anlage des Ausführungsganges mehr und mehr ins Innere der Puppe. In dem späteren mittleren Teile des unpaaren Oviduktes (Abb. 18) — des Abschnittes, der nach A. KOCH, l. c., die „Chitinkugel“ darstellt — wölben sich vom ventralen Teile

lateral zwei Wülste (*W*) ins Innere vor, die das Lumen des Ganges in ein ventrales und dorsales zu teilen beginnen.

Gleichzeitig mit der sprunghaften Entwicklung der Ovarialanlage (vgl. S. 19) tritt eine rasche Entwicklung der Ausführungsgänge ein, die gleichfalls in einer ganz bedeutenden Größenveränderung und histologischen Differenzierung besteht.

Die Kittdrüsen haben ihre syncytiale Verbindung mit dem Ausführungsgange gelöst, sind über den Gang hinaus kranialwärts vorgewachsen und haben sich sogar zwischen die Eiröhren gedrängt. Das früher syncytiale Epithel (Abb. 19a, *K*) ist zu einem typisch wabig strukturierten Drüsenepithel geworden. Das Plasma ist an vielen Stellen völlig verdeckt von einer Substanz, die sich stark mit Chromatinfarben tingiert. Die abgeschiedene Kittsubstanz wird durch die Pikrinsäure des HENNIGSchen Gemisches gelblich gefärbt und zeigt eine unregelmäßig wabige oder blasige Struktur, wie Abb. 19a sie wiedergibt. Etwa im Bereich des mittleren Teiles des Ausführungsganges gehen die beiden Kittdrüsen in den gemeinsamen Kittdrüsenang über (Abb. 19b und 20, *K G*), der eine sehr einfache Struktur zeigt. Einer äußeren, homogenen Schicht schließt sich die innere an, die gefaltet in das Lumen vorragt. Eine Chitinintima ist nicht vorhanden, obwohl Gang und Drüsen ektodermalen Ursprungs sind. Der Ausführungsgang mündet dorsal kurz vor der Mündung des Geschlechtsausführungsweges (Abb. 20) in die sich erweiternde Vulva, im Gegensatz zu den Beobachtungen von LOEW (1841), der bei *Dipteren* die Insertion der Schleimgefäße in den Ovidukt beobachtete.

Der unpaare Ovidukt ist in seinem analen Teile ziemlich einfach gebaut. Die Wandung ist ganz ohne zellige Struktur. Im Innern findet sich eine Chitinintima, die an der Ventralseite leicht gewellt und stärker, an der Dorsalseite schwächer ausgebildet ist und zwischen den Falten stets drei verdickte Stellen aufweist (Abb. 19b, *V*). Diese Verdickungen sind bis an den vorderen Teil des unpaaren Oviduktes an der ganzen Chitinintima zu verfolgen und haben wohl den Zweck einer Versteifung der Intima. Der ganze anale Teil ist von einer mächtigen ringförmig angeordneten Muskulatur umgeben, die an der Epidermis ansetzt und wahrscheinlich der Erweiterung des Ganges bei der Eiablage und zum Herauspressen des Eies dient. Der ganze mittlere Teil des Oviduktes hat sich zur „Chitinkugel“ (KOCH, l. c.) ausgebildet. (Die Bezeichnung „Chitinkugel“, die ich trotzdem beibehalten will, ist insofern nicht ganz eindeutig, als die Kugelgestalt des Apparates erst durch die zugehörige Muskulatur hervorgerufen wird.) Abb. 19b zeigt einen Querschnitt durch diese Kugel. Das dorsale Lumen (*dL*, in Abb. 19b und 20) ist entgegen der Ansicht von A. KOCH ganz von einer Chitinmembran ausgekleidet, die nur — wie oben schon erwähnt — dort schwächer ausgebildet ist, wo sie an die Muskulatur grenzt. Die ursprünglich syncytiale Zellschicht

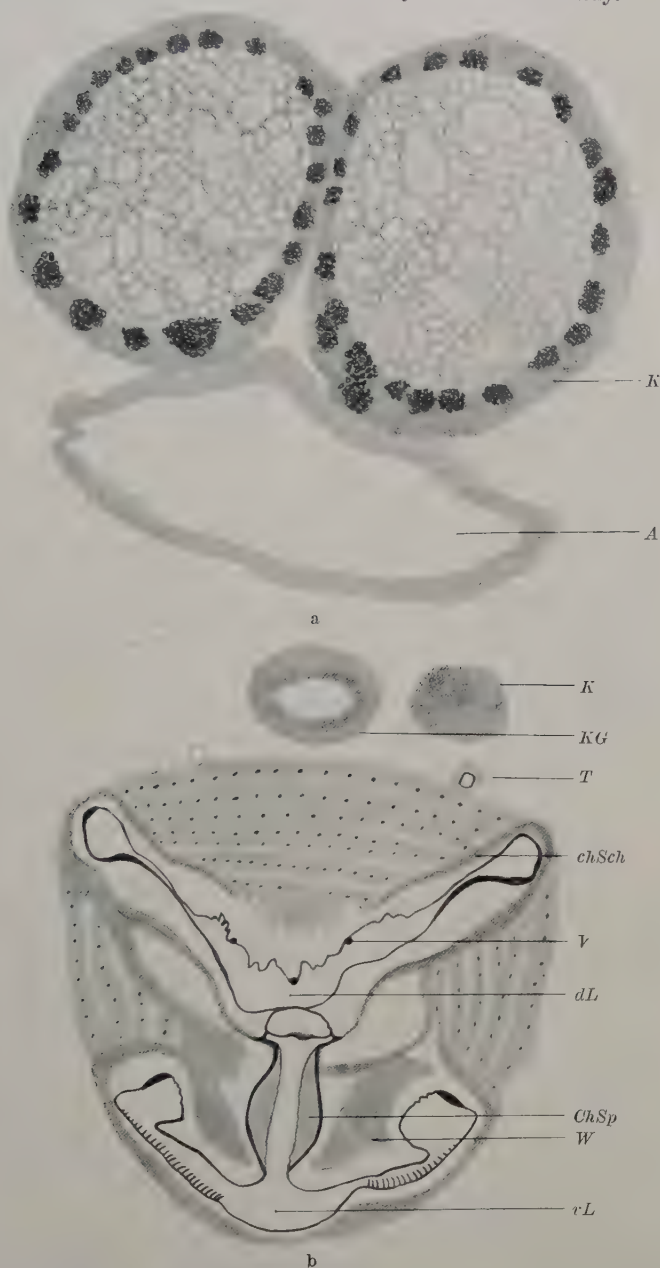


Abb. 19. a Querschnitt durch die Kittdrüsen und den oberen Teil des unpaaren Ausführungsganges einer reifen weiblichen Puppe von *Psychoda alternata*. A Ausführungsgang, K Kittdrüsen (gezeichnet mit Okular 1, Seibert 5, unausgezogenem Tubus und Zeichenapparat, bei der Reproduktion auf $\frac{2}{3}$ verkl.). b Querschnitt durch den mittleren Teil des Ausführungsganges derselben Puppe. chSch chitinogene Schicht, ChSp Chitinspange, dL dorsales Lumen, K Kittdrüse, KG Kittdrüsenintima, T Trachee, V verdickte Stelle der Chitinintima, vL ventrales Lumen, W Wülste (gezeichnet mit Okular 1, Seibert 5, Tubuslänge 18 und Zeichenapparat, bei der Reproduktion auf $\frac{2}{3}$ verkl.).

des Ausführweges hat sich dorsal (*MSch*, Abb. 20) und pleural in Muskelgewebe differenziert, das später eine typische Querstreifung erhält. An die Innenseite der dorsalen Muskelschicht schließt eine homogene Schicht (*chSch*, Abb. 19b) an, die an manchen Stellen unmittelbar in das Chitin übergeht und deshalb als chitinogene Schicht bezeichnet werden kann. Sie setzt sich auch an den seitlichen Muskelbündeln fort, findet sich in verdichteter Lage in den Wülsten (*W*, vgl. S. 21) — die wahrscheinlich die Chitinspange (*ChSp*) in der Mitte bilden — und grenzt ventralwärts das ganze untere Lumen ab. Dort, wo die seitlichen Muskelbündel ansetzen, erfährt das Chitin eine Verstärkung; ebenso ist die Chitinspange zwischen den Lumina verstärkt.



(Querschnitt Abb. 19b.)

Abb. 20. Längsschnitt durch die Chitinkugel. Korrigiert nach der Textabb. 23, Seite 47, von A. KOCH. *ChSp* Chitinspange, *dL* dorsales Lumen, *K* Kittdrüse, *KG* Kittdrüsenkanal, *MSch* Muskelschicht, *vL* ventrales Lumen.

Kranialwärts schiebt sich das Chitin des ventralen Lumens noch weiter nach vorn als das dorsale Muskelbündel. Im kranialen Teile des Oviduktes (Abb. 19a, A) grenzt die Wandung dorsal unmittelbar an die Kittdrüsen. Histologisch betrachtet scheint hier die Wandung des Oviduktes in getrennte Zellen differenziert zu sein, die allerdings keine Kerne erkennen lassen.

Die Beschreibung der paarigen Ovidukte verlangt zunächst einen Rückblick auf die Weiterbildung der Genitalstränge in der Puppe. Die Entwicklung schreitet vom analen zum oralen Ende fort. Zunächst wird die Membran aufgelöst, und dann im Innern ein Lumen ausgebildet. So gibt es Stadien, bei denen der anale Teil das Lumen gebildet hat, in der Mitte das Gewebe solide, im kranialen Teile der Strang noch von der Membran umgeben ist. Übereinstimmend mit der Beobachtung von BRÜEL (1897) verbindet sich dort, wo der Strang die Haupttrachee berührt, sein Gewebe mit dem Tracheenepithel (vgl. S. 26). Eine genaue Untersuchung ergibt, daß kontinuierlich auf jedem Querschnitt dieses Bezirkes ein solider Strang innerhalb des Tracheenepithels zu verfolgen ist (Abb. 21, GS), der analwärts ziehend sich mit dem Epithel des ektodermalen unpaaren Oviduktes verbindet. Diese Verbindung ist BRÜEL wahrscheinlich entgangen. In einem weiteren Stadium ist das Lumen des Genital-

Entwicklung schreitet vom analen zum oralen Ende fort. Zunächst wird die Membran aufgelöst, und dann im Innern ein Lumen ausgebildet. So gibt es Stadien, bei denen der anale Teil das Lumen gebildet hat, in der Mitte das Gewebe solide, im kranialen Teile der Strang noch von der Membran umgeben ist. Übereinstimmend mit der Beobachtung von BRÜEL (1897) verbindet sich dort, wo der Strang die Haupttrachee berührt, sein Gewebe mit dem Tracheenepithel (vgl. S. 26). Eine genaue Untersuchung ergibt, daß kontinuierlich auf jedem Querschnitt dieses Bezirkes ein solider Strang innerhalb des Tracheenepithels zu verfolgen ist (Abb. 21, GS), der analwärts ziehend sich mit dem Epithel des ektodermalen unpaaren Oviduktes verbindet. Diese Verbindung ist BRÜEL wahrscheinlich entgangen. In einem weiteren Stadium ist das Lumen des Genital-

Abb. 21. Querschnitt durch das Tracheenepithel einer jungen weiblichen Puppe von *Psychoda alternata*. GS Genitalstrang (gezeichnet mit Okular 1, $\frac{1}{12}$ Immersion, unausgezogenem Tubus und Zeichenapparat, bei der Reproduktion auf $\frac{9}{10}$ vergrößert).

GS), der analwärts ziehend sich mit dem Epithel des ektodermalen unpaaren Oviduktes verbindet. Diese Verbindung ist BRÜEL wahrscheinlich entgangen. In einem weiteren Stadium ist das Lumen des Genital-

stranges in seiner ganzen Länge ausgebildet und ragt bis in den vorgewucherten Ursammelgang (Abb. 22, vgl. S. 19), in den hinein es sich öffnet. Der anale Teil des paarigen Ganges hat im Querschnitt große Ähnlichkeit mit dem Haupttracheenstamm in diesem Stadium, dieselbe Größe und zellige Struktur der Wandung, nur fehlt im Innern die Chitinintima. In der Färbung zeigt er deutlich die Übereinstimmung mit dem unpaaren Ovidukt und eine viel hellere Färbung als der Ursammelgang. Der Verlauf des Ausführungsganges vom Ovarium analwärts ist jetzt folgender. Der paarige Ovidukt wendet sich zu den Pleuren hin (*pO*, Abb. 23), läuft am Tracheenstamm (*T*) entlang (an der Grenze vom 6. und 7. Abdominal-



Abb. 22. Längsschnitt durch den oralen Teil des Ausführungsganges einer mittleren weiblichen Puppe von *Psychoda alternata*. *GS* Genitalstrang, *U* Ursammelgang (gezeichnet mit Okular 1, Seibert 5, unausgezogenem Tubus und Zeichenapparat, bei der Reproduktion auf $\frac{6}{10}$ verkl.).

segment) und wendet sich dann unvermittelt, fast unter einem rechten Winkel zur Mediane, um schließlich in den unpaaren Ovidukt (*uO*) überzugehen. Die starke Biegung des paarigen Oviduktes wird wohl durch das Vorwachsen des unpaaren Oviduktes verursacht, der in diesem Stadium bis an die erwähnte Segmentgrenze reicht.

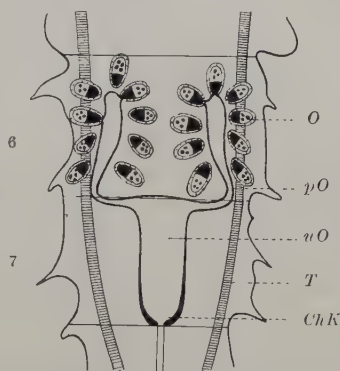


Abb. 23. Schematische Wiedergabe der Ovarien und der Ausführungsgänge einer alten weiblichen Puppe von *Psychoda alternata*. *ChK* Chl-tinkugel, *O* Ovarium, *pO* paariger Ovidukt, *T* Trachee, *uO* unpaarer Ovidukt.

segment) und wendet sich dann unvermittelt, fast unter einem rechten Winkel zur Mediane, um schließlich in den unpaaren Ovidukt (*uO*) überzugehen. Die starke Biegung des paarigen Oviduktes wird wohl durch das Vorwachsen des unpaaren Oviduktes verursacht, der in diesem Stadium bis an die erwähnte Segmentgrenze reicht.

Aus Vorstehendem ergibt sich also: Der unpaare Ovidukt ist rein ektodermal, der paarige Ovidukt setzt sich aus zweierlei Elementen zusammen, einerseits aus dem Zellmaterial der Genitalstränge, das vermutlich dem Ektoderm entstammt (vgl. S. 17), andererseits aus dem Mesoderm des Ursammelganges, der sich am analen Ende eine kurze Strecke wulstartig über den Genitalstrang vorgewölbt hat. Dabei scheint dem Genitalstrang, wie

bereits BRÜEL (1897) vermutet hat, *die Funktion eines Leitbandes zuzukommen*.

Die BRÜELSche Deutung (vgl. S. 4 und 18) findet insofern eine Bestätigung als bei *Psychoda* ein Übergangsstadium vorliegt. Der ektodermale Teil des Oviduktes hat den mesodermalen Teil noch nicht ganz verdrängt.

Die vorliegenden Untersuchungen lösen auch den schon erwähnten Widerspruch zwischen den Ergebnissen von WEISMANN (1864), LOWNE (1890) und BRÜEL (1897). WEISMANN und LOWNE beobachteten nicht die kontinuierliche Verbindung der Genitalstränge mit dem Keim des Ausführungsganges, infolgedessen auch nicht die Einwanderung zelligen Materiales in die Stränge vom Ektoderm her und das Fortschreiten der Entwicklung vom analen zum oralen Ende hin. Sie sahen nur die mit Zellmaterial gefüllten Stränge von der Ovarialanlage ausgehen, in denen sich später ein Lumen ausbildete, und schlossen so auf den mesodermalen Ursprung der paarigen Ovidukte.

Obwohl nach Vorstehendem der Strang, der vom Ovarium analwärts zieht bis zur Anlage des Ausführungsganges, mit WEISMANN (1864), NUSSBAUM (1882) und anderen als „Genitalstrang“ bezeichnet werden muß, legen einige Besonderheiten — die histologische Übereinstimmung des Stranges mit einer Nebentrachee in der jungen Larve (vgl. S. 8), der eigenartige Verlauf am Tracheenhauptstamm entlang (S. 7, 24 und 25) und die merkwürdige Verbindung des Stranges mit dem Tracheenepithel im mittleren Puppenstadium (vgl. S. 24) — den Gedanken nahe, daß es sich um eine „ehemalige Trachee“ handeln könnte. Nur embryologische Untersuchungen an einem größeren Vergleichsmaterial näher verwandter Formen können diese Frage entscheiden.

c) Die Ausbildung des Geschlechtsapparates in der geschlüpften Imago.

DUFOUR hat bereits 1847 die gröbere Anatomie der weiblichen Geschlechtsorgane von *Psychoda trifasciata* beschrieben. Auch A. KOCH (l. c.) untersuchte 1913 den Genitalapparat einer *Psychoda*-Spezies (*albipennis*) und gab Abbildungen der weiblichen Genitaldrüsen und der Ausführungsgänge nebst einer Beschreibung der histologischen Verhältnisse, die zum Teil der Ergänzung und der Berichtigung bedürfen.

1. Das innere Follikelepithel über den Nährzellen (Abb. 24, *iF*) ist nur noch eine strukturlose Lamelle, die jedoch nicht als peritoneale Hülle (A. KOCH, l. c., S. 50) angesehen werden kann. Wo die Eizelle an das Follikelepithel grenzt, hat sie eine Dotterhaut (Abb. 24, *DH*) ausgeschieden. Der Eikern (*EK*) hat seine polare Lage aufgegeben und ist zwischen die Dotterkugeln eingewandert, wo er nur sehr schwer aufzufinden ist. Er hat an Größe etwas zugenommen, zeigt deutliche Kernmembran und einen im Verhältnis zur Größe des ganzen Eikernes beträchtlich vergrößerten Nucleolus. Die Nährzellkerne zeigen keine Chromatinbrocken mehr, ihr

Nucleolus ist aufgelockert. Nach den Untersuchungen von KULAGIN (1901, *Anopheles*) und NATH (1925, *Culex*) scheinen diese Differenzierungsvorgänge an den Nährzellkernen bei den *Dipteren* große Übereinstimmungen aufzuweisen. Verzweigte Nährzellkerne (A. KOCH, l. c., S. 50) waren nie zu beobachten. Die Eiröhren sind reichlich von Fettgewebe umgeben, das sich nach den Untersuchungen von E. SCHMIDT (erscheinen demnächst) aus zerfallenen Abdominalmuskeln aufgebaut hat. *Die Zufuhr von Nährsubstanz in die Eiröhren erfolgt wahrscheinlich durch das Follikelepithel hindurch.*

Die Ovidukt wandung (U) hat die zellige Struktur verloren. Im Innern des Oviduktes liegen nach der Begattung, die bei *Psychoda* kurz nach dem Schlüpfen erfolgt, ganze Bündel von Spermatozoen (Abbild. 24, S), die in die Vorstülpungen der Ovidukt wandung gegen jede Eiröhre (vgl. S. 21) einwandern. Eine besonders ausgebildete Durchtrittsstelle für das Spermium ist nicht vorhanden. Die schwach ausgebildete Ovidukt wandung an der Berührungsstelle mit der Eiröhre (Abb. 24) und der aus dem stielartigen Fortsatz hervorgegangene Abschluß des Eies durch die Follikelschicht (Abb. 17) setzen jedoch dem eindringenden Sperma keinen großen Widerstand entgegen.

In einer Imago im mittleren Stadium (Abb. 25) haben die Nährzellen sehr viel Material abgegeben. Dadurch haben sie beträchtlich an Volumen verloren, während die Eizelle bedeutend größer geworden ist. Im Zentrum des Eiplasmas findet sich eine dunkler gefärbte Plasmabahn (PB), die von intensiv hellrot gefärbten Dotterkugeln umgeben ist. In der Randzone sind die Dotterkugeln dunkler, fettropfenartig gefärbt. JÖRGENSEN (1913) hat bei *Piscicola* eine ähnliche Erscheinung untersucht: „Meistens ist die Zone um den Kern herum engmaschiger, wabiger und daher stärker färbbar als das periphere, flüssigkeitsreichere Plasma. Das ursprüngliche Plasma, das Originalplasma und das von den Nährzellen in das Ei hineinsezernierte, das Nährplasma, sind wahrscheinlich nicht miteinander mischbar.“ Nach VERHEIN (1921) entsteht bei *Musca* „an

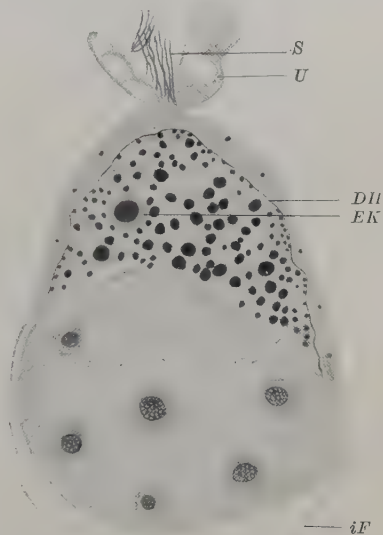


Abb. 24. Querschnitt durch eine Eikammer einer jungen Imago von *Psychoda alternata*.

DH Dotterhaut, EK Eikern, iF inneres Follikelepithel, S Spermien, U Ursammelgang (gezeichnet mit Okular 1, $\frac{1}{2}$ Immersion, unausgezogenem Tubus und Zeichenapparat, bei der Reproduktion auf $\frac{1}{10}$ verkl.).

der Plasmakommunikation . . . in der Eizelle eine dunkle Wolke, die sich deutlich von dem umgebenden hellen Eiplasma abhebt. Die Ränder dieser Wolke sind verschwommen, ein Zeichen, daß das zugeführte Nährmaterial alsbald dem Eiplasma assimiliert wird.“ Das Follikelepithel (*F* in Abb. 25) hat sich von der Eizelle abgehoben, aber noch kein Chorion gebildet.

Die Spermienmasse ist schon bald nach der erfolgten Begattung oft nahezu restlos aus dem Ovidukt selbst verschwunden. Die Befruchtung

findet also in der Eiröhre statt, ein Fall, der bisher nur bei einigen viviparen *Collembolen* beobachtet worden ist, bei denen Spermien im Nährfach gefunden wurden (vgl. RETHFELD, 1924).

Die Nährzellen werden im weiteren Verlauf der Entwicklung mehr und mehr von der Eizelle absorbiert, so daß nur noch kleine zusammengeballte Chromatinbrocken als Reste der Kerne vorhanden sind. Im vollreifen, befruchteten Ei (Abb. 26) sind auch diese ganz verschwunden. Der befruchtete Eikern ist schon im mittleren Imagostadium (Abb. 25) nicht mehr aufzufinden.

NATH (1925) spricht bei *Culex* von einer amöboiden Gestalt des Eikernes, die von dem Druck der Dotterkugeln auf die Kernmembran herrühren soll, und NICHOLSON (1921, *Anopheles*) erwähnt, daß der Eikern lappig wird, sich zu einem Netz

zwischen den Dotterzellen verzweigt, um später ganz zu verschwinden bzw. im Dotter unauffindbar zu werden (vgl. auch CHRISTOPHERS, 1911, *Anophelines*).

Dotterkugeln und Fetttropfen sind im Plasma regelmäßig verteilt (Abb. 26). Die Dotterhaut (*DH*) hat sich jetzt rings um das Eiplasma gebildet, sie ist am Nährzellenpol ($\times$) des Eies stärker ausgeprägt und hebt sich bei DELAFIELD-Eosinfärbung deutlich hellrot gefärbt von dem dunkleren Eiplasma ab.



Abb. 25. Längsschnitt durch eine Eikammer einer mittleren Imago von *Psychoda alternata*. *DH* Dotterhaut, *F* Follikelepithel, *PB* Plasmabahn (gezeichnet mit Okular 1, $\frac{1}{12}$ Immersion, unausgezogenem Tubus und Zeichenapparat, bei der Reproduktion auf $\frac{6}{10}$ verkl.).

Das Follikel­epithel hat seine Tätigkeit als Chorionbildner (*C*) begonnen, dabei sind seine Kerne stark in Auflösung begriffen, sie liegen oft in größerer Ansammlung am kranialen Ende. Der Zweck dieser Anhäufung ließ sich nicht feststellen.

Die zweite Eikammer (2. *E*) hat sich weiter entwickelt, die Kerne im Innern zeigen die Struktur der Nährzellen, eine Eizelle war in keinem Falle nachzuweisen. Nach der Eiablage sitzen die nicht zur vollen Ausbildung gelangten zweiten Eikammern dem zusammen­geschrumpften Ovidukt auf (vgl. A. KOCH, l. c., Textabbild. 24, S. 48). KOCH hat dieses Gebilde irrtümlich als „Nährfächer“ der Eizellen angesehen, und aus dem Zurückbleiben dieser Nährfächer nach der Eiablage geschlossen, daß eine Verschmelzung der Nährzellen mit dem Ei nicht stattfände (l. c. S. 51).

2. Die Kittdrüsen hat A. KOCH als Receptacula seminis gedeutet. Wie schon FEUERBORN 1922 bei *Ulomyia* feststellte, ist ein Verbindungsgang zwischen dieser Drüse und dem Ovidukt, den A. KOCH, l. c., S. 47 und 48 beschreibt und abbildet, nicht vorhanden. Außerdem lassen die histologische Struktur der Wandung

(Abb. 19a, *K*) und die ausgeschiedene Substanz im Innern keinen Zweifel über die Natur

dieser Drüsen, zumal Spermien stets nur im Uterus angetroffen wurden. Auch der anhangartige kleinere Teil der Drüsen (A. KOCH, l. c., S. 49) war nicht festzustellen. Die paarigen Drüsen haben stets die gleiche Größe.

Unpaare und paarige Ovidukte haben in der Imago eine starke Er-



Abb. 26. Längsschnitt durch ein reifes befruchtetes Ei von *Psychoda alternata*, kurz vor der Ablage. *C* Chorion, *DH* Dotterhaut, *2.E* 2. Eikammer (gezeichnet mit Okular 1, $\frac{1}{12}$ Immersion, unausgezogenem Tubus und Zeichenapparat, bei d. Reproduktion auf $\frac{6}{10}$ verkl.).

weiterung und dabei eine Verkürzung in der Längsrichtung erfahren. „Stark lichtbrechende kleine Punkte und Körnchen“ (A. KOCH, l. c., S. 51), die auf eine Drüsentätigkeit des Epithels hindeuten sollen, waren im Ovidukt nicht festzustellen. Wohl aber ein Besatz von flimmerartigen Härchen an dem inneren Epithel des paarigen Oviduktes und ein Sekret, über dessen Bedeutung eine demnächst erscheinende Arbeit von A. FRIELE über den männlichen Genitalapparat von *Psychoda* Näheres enthalten wird. Diese Arbeit wird auch über eine andere Erscheinung, die in den im hiesigen Institut gehaltenen Zuchten von *Psychoda alternata* häufig zu beobachten war, nähere Angaben bringen: Nämlich das Auftreten von in der Leibeshöhle in großer Menge vorkommenden parasitischen *Gregarinen*, durch die oft der gesamte innere Genitalapparat vernichtet wird.

Von der Chitinkugel mit der Chitinspange im mittleren Abschnitt des Oviduktes war bei der Darstellung der Entwicklungsvorgänge in der Puppe schon die Rede. Es ist insofern eine Weiterentwicklung erfolgt, als die chitinogene Schicht vollständig in Chitin umgewandelt ist, so daß die Ovidukt wandung dieses mittleren Abschnittes nur aus Chitin mit dorsal und pleural aufgelagerten Muskelzügen besteht. Diese ganze Ausbildung des Oviduktes mit seiner muskulösen Umhüllung steht wohl im Zusammenhang mit einer besonderen Funktion bei der Eiablage.

IV. Bemerkungen zur Phylogenie der weiblichen Genitaldrüsen von *Psychoda*.

Auf den ersten Blick scheint der Genitalapparat von *Psychoda* sehr ursprüngliche Verhältnisse aufzuweisen.

1. In jeder Eiröhre wird nur ein Ei ausgebildet, während normalerweise bei den *Dipteren* (vgl. VERHEIN, 1921, *Musca*, NICHOLSON, 1921, *Anopheles*) wie bei allen höheren *Insekten* eine Eiröhre mehrere Eifächer enthält.

2. Bei *Psychoda* fehlen die Endfäden sowohl in der Imago als auch in der Larve. Nach SCHRÖDER (Handbuch der Entomologie, 1927) ist das Fehlen von Endfäden eine primitive Stufe, die sich z. B. bei den *Apterygoten* vorfindet.

3. Die Trennung von Ei- und Nährzellen in ein gesondertes Eifach und Nährfach ist nicht vorhanden. GROSS (1903) bezeichnet bei *Chironomus* diesen Befund als primitiven Zustand.

4. Die Receptacula fehlen vollständig. LOEW (1841) und STURTEWANT (1925) haben umfangreiche Studien über die Receptacula seminis und die Kittdrüsen der *Dipteren* angestellt und das Vorhandensein von drei Receptacula seminis neben Kittdrüsen als Normaltypus für die *Dipteren* bezeichnet.

5. Die Ausbildung des Ursammelganges ist ein primitives Merkmal.

Nach LÜBBEN (1907) bildet sich bei *Trichopteren* vorübergehend das Lumen des Ursammelganges aus. SCHNEIDER (1885) hat auch bei *Corethra* diesen Ursammelgang festgestellt, der mit dem primären Ausführungsgang in Verbindung tritt. Er bezeichnet sein Auftreten als die tiefste, sein Verschwinden als die höhere, sein Nichtauftreten als die höchste Stufe der Entwicklung.

Eine nähere Betrachtung dieser charakterisierten Merkmale der Genitaldrüsenentwicklung bei dem Weibchen von *Psychoda alternata* ergibt allerdings, daß nicht alle ohne weiteres als Andeutung eines primitiven Zustandes aufgefaßt werden können.

ad 1 und 2. Während der Puppenruhe wird eine zweite Eikammer angelegt, die zwar in der Imago eine Weiterentwicklung erfährt, aber nicht zur vollen Ausbildung gelangt. Vergleichende Untersuchungen haben ergeben, daß bei *Pericoma* und *Ulomyia* eine dritte, manchmal sogar eine vierte Eikammer zur Anlage kommt. Die Eiröhren sind bei diesen Formen auch noch von einer Tunica propria umhüllt und laufen in einen Endfaden aus. Bei *Psychoda* erfolgt, wohl als Anpassung an die Lebensweise, nur eine einmalige Ablagerung sämtlicher Eier, während *Pericoma* und *Ulomyia* ihre Eier einzeln, nacheinander ablegen. Mit der einmaligen Ablage steht bei *Psychoda* die nur unvollkommene Ausbildung der zweiten Eikammer im Zusammenhang. Die dritte und vierte Eikammer werden überhaupt nicht mehr angelegt, das äußere Follikelepithel (vgl. S. 20 und 21), das in der jungen Puppe noch vorhanden ist, wird rückgebildet, so daß in der Imago keine Tunica propria und keine Endfäden vorhanden sind. Da die Abwasserform von *Psychoda* gegenüber den Reinwasserformen *Pericoma* und *Ulomyia* zweifellos weniger primitiv ist, sind die Ausbildung nur eines Eies in jeder Eiröhre und das Fehlen der imaginalen Endfäden bei *Psychoda* somit als sekundäre Rückbildungen zu bezeichnen.

ad 3. Bei *Psychoda* erfolgt zwar keine Trennung von Ei- und Nährfach, aber in der jungen Imago wird das innere Follikelepithel über den Nährzellen sehr stark reduziert (S. 26, Abb. 24), während das Epithel der Eizelle seinen zelligen Charakter behält und mit fortschreitender Entwicklung die ganze Zelle einschließt (Abb. 25 und 26). Vielleicht liegt in diesem Verhalten eine Andeutung dafür, daß die Nährzellen erst sekundär in das Eifach einbezogen worden sind, etwa in der Weise, daß ein zwischen Ei- und Nährfach gelegenes Follikelepithel zurückgebildet wurde. Also auch dieser Befund ist nicht als unbedingt primitiv zu bezeichnen.

ad 4. Die Untersuchungen von LOEW und STURTEWANT stellten zwar bei den meisten *Dipteren* Kittdrüsen neben den drei Receptacula seminis fest. Immerhin läßt sich nicht ohne weiteres entscheiden, ob die bei *Psychoda* vorhandenen Kittdrüsen umgewandelte Receptacula sind, oder ob letztere im Zusammenhang mit der abgeänderten Lebensweise redu-

ziert worden sind (wie nach RETHFELD, 1924, z. B. bei einigen viviparen Collembolen). Diese Frage kann wohl nur durch eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung an einem größeren Vergleichsmaterial näher verwandter Formen beantwortet werden, so daß es *verfrüht ist, das Fehlen der Receptacula bei Psychoda als primitiv aufzufassen*.

Nach ihrer ganzen Lebensweise (Anpassung der Larven an Abwasser, kurze Lebensdauer, rasche Generationsfolge) und ihren morphologischen Besonderheiten (geringe Größe, Verkümmerng des Flügelgeäders) *muß Psychoda alternata als eine im einzelnen mehr oder weniger sekundär reduzierte Form angesprochen werden, wenngleich die Familie an sich unzweifelhaft zu den primitiven Dipteren zu stellen ist*. Als wirklich primitiv bleibt bei *Psychoda* nach Vorstehendem eigentlich nur die Ausbildung und Funktion des „Ursammelganges“ bestehen. Vielleicht kann auch noch das Vorhandensein und Verhalten der „Genitalstränge“ nach dieser Richtung gerechnet werden, doch möchte ich mir darüber kein Urteil erlauben, solange nicht die Verhältnisse im männlichen Geschlecht und bei anderen *Psychodiden* (*Pericoma*, *Ulomyia*) bekannt sind.

V. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Schon auf jüngsten Stadien der Larve von *Psychoda* lassen sich männliche und weibliche Genitaldrüsen als geschlechtlich differenziert unterscheiden.

2. Die kraniale Befestigung der Ovarialanlage wird durch Tracheenäste bewirkt.

3. Analwärts sind die Ovarien durch vermutlich dem Mesoderm entstammende „Genitalstränge“ mit der ektodermalen Anlage des Ausführungsganges verbunden.

4. In der Larve differenziert sich das Ovarium zu Eiröhren, die senkrecht zum entstehenden Ursammelgang gestellt und von einer zweifachen Follikelschicht umgeben sind.

5. Während der Puppenruhe differenzieren sich die 16 Zellen jeder Eiröhre zu einer stets am Ursammelgang gelegenen Eizelle und 15 Nährzellen.

6. Im Puppenstadium wird eine zweite Eikammer gebildet, die aber nicht zur vollen Ausbildung gelangt.

7. Der Eikern ist an der Dotterbildung nicht aktiv beteiligt.

8. Das Follikelepithel unterstützt die Nährzellen in der Ernährung des Eies durch Zufuhr von Fettsubstanzen aus den außerhalb der Eiröhren gelegenen Fettkörpern.

9. Die Befruchtung des reifen Eies findet innerhalb der Eiröhre statt.

10. Der unpaare Ovidukt und die Kittdrüsen entstehen rein ektodermal, die Kittdrüsen als vom eigentlichen Ausführungsgang gesonderte Einstülpungen.

11. Die paarigen Ovidukte entstehen zum Teil vermutlich aus dem Ektoderm, das in die mesodermalen Stränge eingewandert ist, zum Teil aus dem Mesoderm durch Vorwuchern des Ursammelganges; dabei fungieren die mesodermalen Stränge wahrscheinlich als Leitbänder.

12. Nur der anale und mittlere Teil des unpaaren Oviduktes zeigen eine Chitinauskleidung, alle übrigen Teile, der kraniale Teil des unpaaren Oviduktes, die paarigen Ovidukte und die Kittdrüsen mit dem Kittdrüsenangang sind ohne Chitinintima.

13. Die postembryonale Entwicklung der Anlagen sowohl der Ovarien wie der Ausführwege setzt am analen Ende ein und schreitet kranialwärts fort.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Zoologischen Institut zu Münster angestellt und von der hohen Philosophischen und Naturwissenschaftlichen Fakultät der Westfälischen Wilhelms Universität als Dissertation angenommen. Es sei mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. H. J. FEUERBORN für die Anregung zu dieser Arbeit und sein stets reges Interesse aufrichtig zu danken. Auch dem Direktor des Institutes, Herrn Professor Dr. Dr. v. UBISCH bin ich für seine Anregungen zu Dank verpflichtet.

Verzeichnis der benutzten Literatur.

Abderhalden: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abt. IX: Methoden der Erforschung der Leistungen des tierischen Organismus. T. 1, 1. Hälfte Berlin-Wien: Urban u. Schwarzenberg 1924. — **Benninghoff, A.:** Zur Kenntnis und Bedeutung der Amitose und amitosenähnlichen Vorgänge. Sitzgsber. Ges. Naturwiss. Marburg (1922). — **Berlese, A.:** Gli insetti. Loro organizzazione, sviluppo, abitudini e rapporti coll'uomo. Volume primo. Milano 1909. — **Bessels, E.:** Studien über die Entwicklung der Sexualdrüsen bei den Lept. Z. Zool. 17 (1867). — **Bickford:** Über die Morphologie und Physiologie der Ovarien der Ameisenarbeiterinnen. Zool. Jb. 9 (1895). — **Brüel, L.:** Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsausführwege samt Annexen von *Calliphora erythrocephala*. Ebenda 10 (1897). — **Buchner:** Praktikum der Zellenlehre 1. Berlin 1915. — **Cholodkowsky:** Über den weiblichen Geschlechtsapparat einiger vivip. Dipteren. Zool. Anz. 33. — **Christophers, S. R.:** The anatomy and histology of the adult female mosquito. Roy Soc. Rep. to the malaria committee, 4. s. London 1901. — The development of the egg-follicle in Anophelines. Paludism, Simla 2 (1911). — **Claus, S.:** Beobachtungen über die Bildung der Insekteneier. Z. Zool. 14 (1864). — **Depdolla:** Die Geschlechtsorgane der Insekten. In: Handbuch der Entomologie von Schröder. Jena 1927. — **Dufour, L.:** Anatomie générale des Diptères, Appareil génital. Ann. Suisse Nat. Zool. 3. s. 1 (1844). — Recherches anatomiques et physiologiques sur les Diptères. Mém. des Savants étranger. Paris 11 (1851). — **Feuerborn, H. J.:** Der sexuelle Reizapparat (Schmuck-, Duft- und Berührungorgane) der Psychodiden nach biologischen und physiologischen Gesichtspunkten untersucht. Arch. Naturgesch. Jg. 88, Abt. A (1922). — **Feuerborn:** Das Hypopygium „inversum“ und „circumversum“ der Dipteren. Zool. Anz. 55, Nr 9/10 (1922). — Die Larven der Psychodiden oder Schmetterlingsmücken. Ein Beitrag zur Ökologie des „Feuchten“. Verh. internat. Ver. Limnol. Stuttgart 1923. — Das Problem der segmentalen Gliederung des Insektenthorax

7. und 9. Beitrag. Zool. Anz. **70/71**. (1927). — **Friele**: Die postembryonale Entwicklungsgeschichte der männlichen Geschlechtsorgane und Ausführwege von *Psychoda alternata* Say. (erscheint demnächst). — **Giardina, A.**: Origine dell'oozite e delle cellule nutritive nel *Dytiscus*. Internat. Mschr. Anat.-Physiol. **18** (1901). — **Groß, J.**: Untersuchung über das Ovarium der Hemipteren. Z. Zool. **69** (1901). — Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums. Zool. Jb. **18** (1903). — **Grünberg, K.**: Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. Z. Zool. **74** (1903). — **Hasper, M.**: Zur Entwicklung der Geschlechtsorgane von *Chironomus*. Zool. Jb. **31** (1911). — **Heimann, H.**: Über den Eintritt der Geschlechtsdifferenzierung bei den Larven von *Culex pipiens* L. Diss. Münster (Westf.) 1913. — **Henking, H.**: Über die ersten Entwicklungsvorgänge im Fliegenei und freie Kernbildung. Z. Zool. **46** (1888). — **Heymons, R.**: Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von *Phyllocladomyia germanica*. Ebenda **53** (1892). — Über die Entwicklung der Geschlechtszellen bei den Insekten. Berlin 1893. Sonderabdruck aus den Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. Jg. 1893 (1910). — **Hewitt, G. G.**: The Structure, Development and Bionomics of the House-Fly (*Musca domestica* L.) Part 2. Quart. J. microsc. Sci. (2), **52** (1908). — **Jackson**: Nicht im Original gelesen, vgl. Brühl (1897). — **Jörgensen, M.**: Zellstudien 1. Morphol. Beiträge zum Problem des Eiwachstums. Arch. Zellforschg **10** (1913). — **Kemper, H.**: Morphogenetische Untersuchungen über das Tracheensystem von *Psychoda phalaenoides* (1925). — **Keuchenius, P. E.**: The structure of the internal Genitalia of some male Diptera. Z. Zool. **105**, H. 4. — **Koch, Albert**: Anatomische Untersuchungen an *Psychoda albipennis*. Ein Beitrag zur Kenntnis der Psychodidae. Inaug.-Diss. Jena: Anton Kämpfe 1913. — **Kolbe**: Insektenkunde. Berlin: Dünmüllers Verlagsbuchhandlg. 1893. — **Korschelt, E.**: Zur Frage nach dem Ursprung der verschiedenen Zellelemente der Insektenovarien. Zool. Anz. (1885). — Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums. Z. Zool. **44** (1886). — Über die Bildung der Eihüllen, Mikropylen usw. bei den Insekten. Nova acta Acad. Leop. Carol. **51** (1887). — Über einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insekteneier. Z. Zool. **45** (1887 a). — **Kulagin, N.**: Der Bau der weiblichen Geschlechtsorgane bei *Culex* und *Anopheles*. Ebenda **69** (1901). — **Landois, L.**: Über numerische Entwicklung der histolog. Elemente des Insektenkörpers. Ebenda **15** (1865). — **Lécaillon, A.**: Recherches sur la structure et le développement postembryonnaire de l'ovaire des Insectes. I. *Culex pipiens*. Bull. Soc. entom. France (1900). — **Le-Mayer**: Gründzüge der mikroskopischen Technik Berlin 1907. — **Leuckart, R.**: Über die Mikropyle und den feineren Bau der Schalenhaut bei den Insekten. Arch. f. Anat. u. Physiol. (1855). — **v. Leydig**: Beitrag zur Kenntnis des tierischen Eies im unbefruchteten Zustande. Zool. Jb. **3** (1889). — **Loew, H.**: Beiträge zur anatomischen Kenntnis der inneren Geschlechtsteile der zweiflügligen Insekten. Germars Z. f. Entomol. **3** (1841). — **Lowne, B.**: On the structure and development of the ovaries and their appendages in the Blowfly (*Calliphora erythrocephala*). J. Linn. Soc. Lond. **20** (1890). — **Lübbers, H.**: Über die innere Metamorphose der Trichopteren. Inaug.-Diss. Naumburg a. d. Saale: Lippert u. Co. 1907. — **Lubosch**: Über die Eireifung der Metazoen, insbesondere über die Rolle der Nucleolussubstanz und die Erscheinung der Dotterbildung. Erg. Anat. **11** (1902). — **Ludwig, H.**: Die Eibildung im Tierreich. Arb. zool. Inst. Würzburg **1** (1874). — **Meißner**: Beobachtungen über das Eindringen der Samenelemente in den Dotter. Nr. 2. Z. Zool. **6** (1855). — **Metschnikoff, E.**: Embryologische Studien an Insekten. Ebenda **16** (1866). — **Morgan, Bridges and Sturtevant**: The genetics of *Drosophila*. 's Gravenhage (Bibliogr. genet.) (1926). — **Nath, V.**: The development of the Ovary of *Culex*. J. Proc. Asiat. Soc. Bengal

18 (1923). — Egg-follicle of *Culex*. Quart. J. microsc. Sci. **69** (1925). — **Nicholson, A. J.**: The Development of the Ovary and Ovarian Egg of a Mosquito, *Anopheles Maculipennis*, Meig. Ibid. **65** (1921). — **Nussbaum, J.**: Zur Entwicklungsgeschichte der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insekten. Zool. Anz. **5** (1882). — **Palmén, J. A.**: Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüsen bei den Insekten. Helsingfors 1884. — Zur vergleichenden Anatomie der Ausführungsgänge der Sexualorgane bei den Insekten. Helsingfors 1884. — **Pauleke, W.**: Über die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin (*Apis mellifica*). Zool. Jb. **14** (1900). — **Rethfeld, Christoph**: Die Viviparität bei *Chrysomela vavians* SCHALLER. Zool. Jb. Anat. **46** (1924). — **Robes, O.**: Zur Kenntnis der Eibildung bei *Rhizotrogus solstitialis*. Z. Zool. **67** (1900). — **Romeis, B.**: Taschenbuch der mikroskopischen Technik. Münster u. Berlin 1922. — **Saling, Th.**: Zur Kenntnis der Entwicklung der Keimdrüsen von *Tenebrio molitor*. Z. Zool. **86** (1907). — **Schneider, A.**: Über die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Insekten. Zool. Beitr. von A. Schneider **1** (1883). — Über die Anlage der Geschlechtsorgane und die Metamorphose des Herzens bei den Insekten. Ebenda (1885). — Die Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane bei den Insekten. Ebenda **1**. Breslau 1885. — **Schmidt, E.**: Die Histolyse und Histogenese der Muskulatur von *Psychoda alternata* (erscheint demnächst). — **Schröder, Chr.**: Handbuch der Entomologie **1**. Jena 1927. — **Sturtewant, A. H.**: The seminal receptacles and accessory glands of the Diptera with special reference to the *Acalyptera*. J. New York entom. Soc. **12** (1925). — **Verhein, A.**: Die Eibildung der Musciden. Zool. Jb. **42** (1921). — **Verson und Bisson**: Die postembryonale Entwicklung der Ausführungsgänge von *Bombyx mori*. Z. Zool. **61** (1896). — **Waldeyer**: Eierstock und Ei. Leipzig 1870. **Weismann**: Entwicklung der Dipteren im Ei. Leipzig 1863. — Die nachembryonale Entwicklung der Musciden. Z. Zool. **14** (1864). — **Wheeler**: Im Original nicht gelesen. Vgl. Brüel (1897). — **Wielowiejski**: Zur Morphologie des Insektenovariums. Zool. Anz. **9** (1886). — Über nutritive Verbindungen der Eizellen mit Nährzellen im Insektenovarium und amitotische Kernprozesse. Sitzgsber. Acad. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **113**, Abt. 1 (1904). — Weitere Untersuchungen über die Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Insektenovariums. Arb. zool. Inst. Wien T. 16 (1905). — **Will**: Bildungsgeschichte und morphologischer Wert des Eies von *Nepa cineria* L. und *Notonecta glauca* L. Z. Zool. **41** (1885). — **Zick**: Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklungsgeschichte der Genitalorgane bei Lepidopteren. Ebenda **61** (1911).

(Zootomical Laboratory, University of Leningrad.)

TWO SCHEMES OF THE WING-PATTERN OF BUTTERFLIES.

By

B. N. SCHWANWITSCH.

With 16 figures in the text.

(Eingegangen am 16. August 1928.)

Contents.	Pages
Introduction	36
1. The two schemes of Nymphaloid pattern and the longitudinal stripes . .	38
2. Peripheric parts of the schemes	38
A. "Activity" of eye-spots	41
B. Symmetry due to eye-spots	45
C. Independence of Externæ	47
D. Umbra and derivation of Circuli	48
E. Eye-spots.	51
3. Proximal parts of the schemes	51
4. Realisation and modifications of the schemes	54
5. Conclusion about Rhopalocera and KÜHN's data	54
6. Heterocera.	55
7. Methods of studying insects' coloration	55
Summary	57
Bibliography	58

Introduction.

I commenced my studies on the ground plan of the wing-pattern of butterflies in 1919. Primarily I intended to deal with the whole of the Rhopalocera, but later on I restricted myself to the Nymphalidae, and several allied families, which are often considered as Nymphalidae *sensu lato*. Owing to the difficulties of the revolutionary period I could not publish the two brief accounts in Russian before 1923, after having communicated them to the 1st Russian Congress of Zoologists held in Petrograd in 1922. In the first of these notes (1923a) I gave a short description of the scheme, or prototype, of the wing-pattern, and referred to the figures of SEITZ's atlas as illustrations. In the second note (1923b) some instances of the evolution of pattern among Nymphalidae were given, and certain rules governing that evolution formulated. In 1924 my first paper in English was published. It contained a detailed description of the prototypical pattern, which was somewhat modified from

that of 1923, and it was shown that the components of the prototype actually exist in the four Nymphaloid families (Satyridae, Morphidae, Brassolidae and Nymphalidae) which have been principally studied. In 1925 a singular case of dislocation of pattern components was described, and in 1926 an account of the rules underlying the evolution of the wing-pattern was published. Research is now principally concentrated on certain groups within the above mentioned families. These groups I regard as especially interesting in the analysis of their wing-patterns and several papers dealing with them are already published (1927a, 1927b, 1928a, 1928b, 1929).

I was pleasantly surprised when in 1926 Dr. F. SÜFFERT, the author of the excellent monograph upon the structure of the scales of Lepidoptera (1924), informed me that he was engaged upon similar work, and that our results were remarkably alike, in spite of the fact that he was unaware of my papers. The same year he published a short description of his scheme in KÜHN's paper on the experimental modification of pattern in *Argynnis*; a description of the same scheme, without illustrations was published by him in SCHRÖDER's "Handbuch der Entomologie". Finally, in 1927, SÜFFERT published a more detailed paper on the results of his work.

It is unfortunate that the exchange of scientific literature has not yet become satisfactory since the Great War. Hence research workers are sometimes unable to record all the new advances, even in their own fields. In the present case, perhaps, this was not a disadvantage. A research worker who wishes to study the homologies of the wing-patterns in Lepidoptera, and to establish their basic plan, is in a very awkward position. There is an enormous number of facts to classify, but there are no established criteria by which to do this. One has to decide what is typical and important, and what is not; this is generally very difficult. Suppose now that difficulty to be overcome, and a number of facts to be reduced to a scheme; even so, only a small proportion of all the facts can be dealt with in such a preliminary research. A sceptic may say, therefore, that the facts regarded as typical are not so; that the scheme constructed is artificial, and that, probably, a different scheme can be established which will better explain both the facts already taken into consideration, and those left out. Nothing can be opposed to such criticism but more and more facts in support of the initial scheme. Since the facts are too numerous for all of them to be considered, some doubt will always remain even in the mind of the research worker himself. But if another scientist, being unaware of the work of his recent predecessor, attacks the same problem by the same methods and obtains almost the same results, it means that both workers are probably right. Such independent discovery is better than a simple revision of the other's

data, since neither can influence the other. The unsatisfactory condition of the scientific exchange was, therefore, actually beneficial in this particular case.

1. The two schemes of Nymphaloid pattern and the longitudinal stripes.

Let us now pass to the consideration of SÜFFERT's "Nymphaliden-schema".

The general similarity between the above mentioned Nymphaloid prototype constructed by me (fig. 1) and SÜFFERT's scheme (fig. 2) is quite obvious. The principal parts of both are the border stripes (E^1 , E^2 , E^3 in fig. 1 and R_1 , R_2 in fig. 2), a series of eye-spots (OC in fig. 1 and O in fig. 2), a complicated central or medial band (M^1 , M^2 in fig. 1 and Cd , Cp in fig. 2), and a system of discal components, *i. e.* those connected principally with the discal or discoidal cell (D^1 , D^2 , B in fig. 1 and D , H , W in fig. 2). A detailed comparison of all these components of the two schemes is given below, but, under this heading, it must be emphasized that in the prototype there is an important system of stripes which is totally wanting in SÜFFERT's scheme. The latter consists only of transverse components, *i. e.* those passing across the wing-nervures. Meanwhile, two sorts of longitudinal components are included in the prototype, *viz.* Venosae (V) and Intervenosae (I), which run along the wing-veins and between them respectively. Although less typical of Nymphaloid families than the transverse components they are, nevertheless, rather frequent, and, in my paper of 1924, I have given several instances of such a predominance of longitudinal components that the corresponding patterns (*cf.* figs. 5, 20, 27, in that paper) may be called "longitudinal". Hence I consider the presence of longitudinal stripes in the prototype to be necessary. SÜFFERT himself mentions "Längsstreifen" in his analysis of the *Kallima* pattern (1927, p. 407).

2. Peripheric parts of the schemes.

Passing on now to a detailed discussion of the transverse components, we begin with the Externae (E^1 , E^2 , E^3) of the prototype which correspond to the "Randbinden" (R_1 , R_2) of SÜFFERT's scheme. There are three in the former and two in the latter. SÜFFERT says that he previously established three "Randbinden", later on he included the proximal of them (Od) in the "Ocellares System", since that stripe and the one designated Op in fig. 2 constitute a symmetrical pair, the series of eye-spots being the axis of that symmetry. The rather complicated considerations below shows, I believe, that his former opinion is more correct.

He illustrates his view by the case of *Cyrestis cocles*, (fig. 3), in which the symmetry between Od und Op is undeniable. This very interesting

butterfly has to be considered below, but, as to the comparison of the schemes themselves, it is evident that SÜFFERT's distal ocellar stripe (*Od* in fig. 2) corresponds to the third Externa of the prototype (*E*³ in

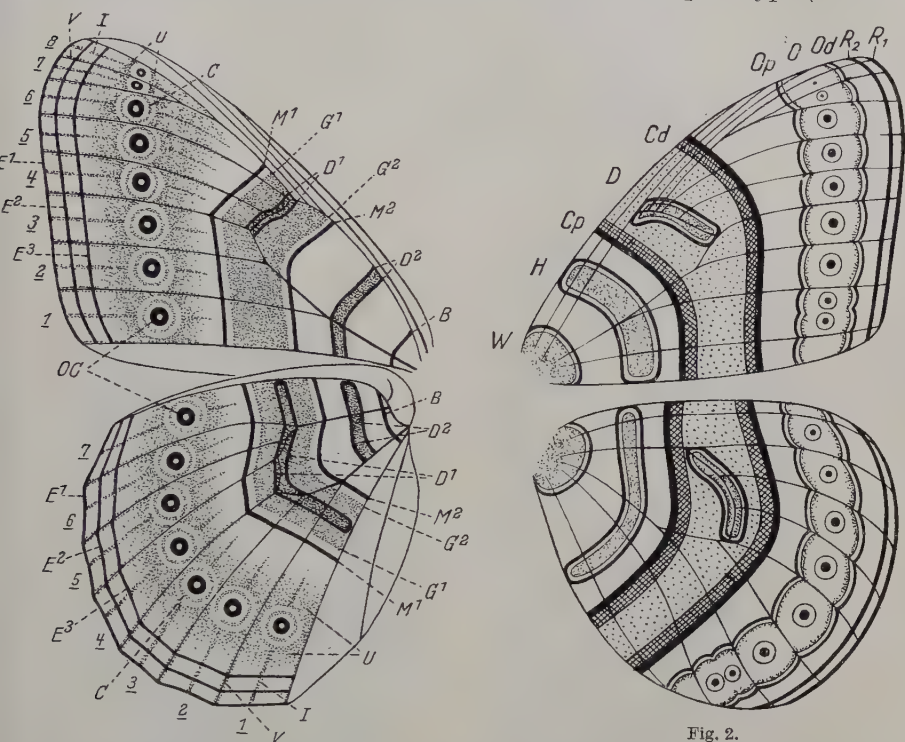


Fig. 2.

Fig. 1.

Fig. 1. The scheme or prototype of the wing-pattern of Nymphaloid families of Lepidoptera (Nymphalidae, Satyridae, Morphidae and Brassolidae) published by the author in 1924. *B* Basalis, *C* Circulus, *D*¹ first Discalis, *D*² second Discalis, *E*¹ first Externa, *E*² second Externa, *E*³ third Externa, *G*¹ first Granulata, *G*² second Granulata, *I* Intervenosa, *M*¹ first Media, *M*² second Media, *OC* eye-spot (another designation of eye-spots see below), *U* Umbra, *V* Venosa. The ciphers near the wing-margin designate numbers of border cells. The line under the cipher designates the presence of an eye-spot in a given cell. The prototype corresponds to the formula:

$$E^1, E^2, E^3, OC(1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8) U, M^1, M^2, G^1, G^2, D^1, D^2, B, V, I.$$

$$E^1, E^2, E^3, OC(1, 2, 3, 4, 5, 6, 7,) U, M^1, M^2, G^1, G^2, D^1, D^2, B, V, I.$$

The scheme is slightly differing from its 1924 form by minute alterations in the position and shape of some of the components and by a somewhat modified system of lettering.

Fig. 2. The scheme of the wing-pattern of the families of Nymphalidae, Satyridae, Morphidae and Brassolidae of Lepidoptera published by F. SÜFFERT in 1926. *W* basal band, *H* hollow band, *D* discoidal marking, *Cp* proximal band of the central symmetry system, *Cd* distal band of the central symmetry system, *O* eye-spots series, *Op* proximal band of the ocellar symmetry system, *Od* distal band of the ocellar symmetry system, *R*₁ and *R*₂ marginal bands.

fig. 1), while the proximal ocellar stripe (*Op* in fig. 2) must be homologous with the proximal half of the Umbra (*U* in fig. 1), which almost fills up the broad interspace between the eye-spots and first Media (*M*¹) of the prototype. Consequently, if considering the latter from

the point of view of SÜFFERT's scheme, we must assume that E^3 constitutes a symmetrical pair with the proximal half of U , while the series of eye-spots represents the axis of symmetry. It is true that, in some cases, symmetry actually exists. The proximal edge of the Umbra can give origin to an independent stripe (Umbral stripe), which does not differ in its breadth and character of pigmentation from the other prototypical stripes. The gradual development of this condition is described in my paper on the *Pierella* group of genera (1928a, p. 458). The same

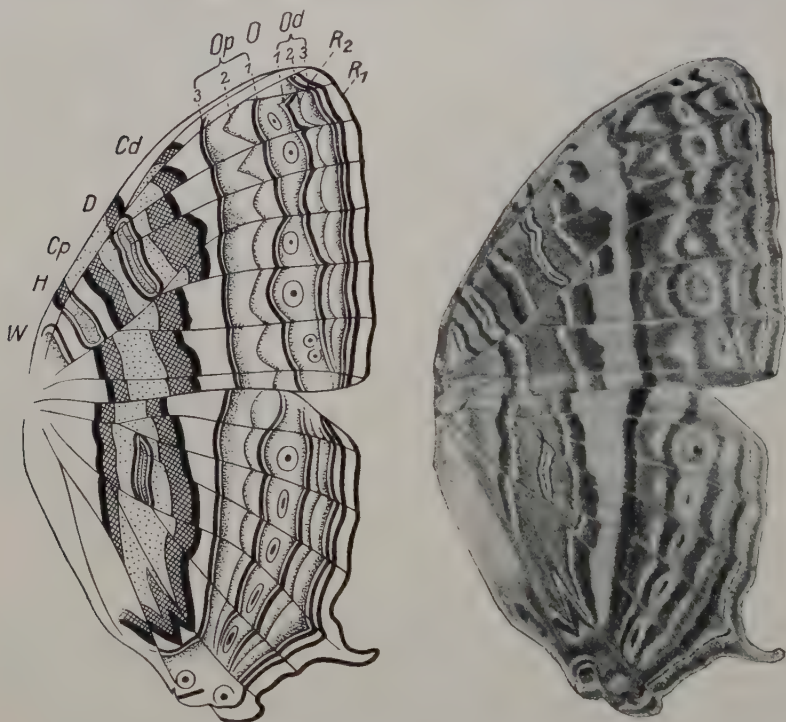


Fig. 3. *Cyrestis cocles*. Lettering as in fig. 2 (after SÜFFERT 1927).

condition exists in *Cyrestis cocles* (fig. 3), and closely related species of this genus. In all of them the Umbral stripe (Op_3 in fig. 3) shows the breadth and coloration similar to those of the third Externa (Od_3 in fig. 3), and the stripes are symmetrical with regard to the series of eye-spots. Owing to the greater simplicity of the underside of these species compared with the upperside, the interrelations described are especially easy to see on the underside of the hindwing of *Cyrestis earli* (fig. 4) where U is actually similar and symmetrical to E^3 .

But I cannot consider the condition in question as prototypical. I do not think that the symmetry observed in E^3 and U is the result of the

nature of those components but that it is due to a kind of "influence" of eye-spots upon them. We have now to discuss the singular phenomenon of the "influence" of pattern components upon one another.

A. "Activity" of eye-spots.

One of the most interesting qualities of eye-spots is their "activity". I mean by this that eye-spots are very stable in preserving their typical form and can mould, in a way, the other components to which they adhere. The most usual case of that influence is observed in the Umbra. If the latter component adheres to the eye-spots its corresponding border reproduces the shape of the eye-spots very closely, as if filling up the interspaces between them. This condition is expressed in a very diagrammatical form in a Satyrid *Euptychia camerta* (fig. 9, p. 46). In that butterfly every eye-spot is situated in the centre of a light circular area which separates it from the Umbra (*U*). As those areas are concentric with the corresponding eye-spots the impression is given that a series of "openings" has been formed in the umbral "mass"; the shapes and sizes of which vary according to those of the eye-spots. The same dependence may be seen still better in *Morpho epistrophis* (fig. 5, p. 42). The shape and size of the eye-spots show a considerable variety in that butterfly, e. g. the 4th eye-spot (*i. e.* that lying in the 4th cell) is small and fairly elongated in an almost longitudinal direction. On the

contrary the 2nd eye-spot (*OC2*) is much larger and somewhat elongated in a transverse direction. But the interspaces between the Umbra and the eye-spots reproduce fairly exactly the shape of corresponding eye-spots *viz.* the interspace in the 4th cell is obliquely longitudinal, and that in the 2nd one is somewhat semilunar in form to correspond with the eye-spots. Thus it seems obvious that the form of the interior borders of the Umbra is determined by the form of the eye-spots. One might suppose the opposite *viz.* that the shape and size of a given eye-spot depends upon those of the "opening" in which it is placed. But this alternative is hardly tenable, as very often the Umbra is totally absent, a condition which does not result in any deviation of eye-spots from their normal form. This can be seen on the forewing of *Melanargia arge* (fig. 14, p. 48) where the two eye-spots are quite regularly shaped in spite

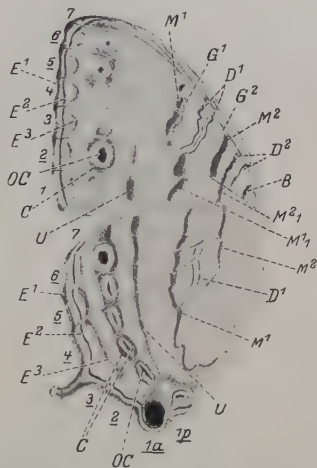


Fig. 4. *Cyrestis earli* Distant (underside). *M11* portion of the first Media lying in the 4th cell, *M21* portion of the second Media lying in the 1st cell. Other designations as in fig. 1, p. 39).

of the absence of the Umbra. Thus the described dependence is obvious. The nature of the phenomenon itself is one of the most interesting problems concerning the wing-pattern mechanism. Restricting ourselves to the usual terms of comparative morphology the word dependence seems to be quite adequate. I need only add that some of the facts observed in this field can be compared with the phenomena obtained by GEBHARDT (1912) in gelatine films and that KÜHN (1926, p. 140)

also records a sort of "zone of repulsion (Abstoßungsbezirk)" between the eye-spots and the components surrounding them in some aberrant *Argynnis* patterns.

But the influence of the eye-spots can be traced far beyond the interior umbral area. Before considering all that can occur in the periphery of Umbra, let us return to the hind-wing of *Morpho epistrophis* (fig. 5), which represents one of the most prototypical wings known to me. Its Umbra (*U* 1, *U* 2, *U*, *Up* 1, *Up* 2, *Up*) is broad and well pronounced and the general direction of the proximal border of the component is rectilinear. But besides this the border (*Up* 1, *Up* 2, *Up*) is bent inwards in all the cells except the 5th.

Since those curves are parallel to the outlines of the corresponding eye-spots, the existence of the former can be ascribed to a kind of "pressure" of the latter upon the umbral "substance". The interrelations are much clearer in *Morpho peleides* (fig. 6). The general appearance of the *M. peleides* pattern differs considerably from that of *M. epistrophis*. A complete account of the derivation of the *M. achilles* type of pattern (to which the *M. peleides* and *M. papyrius* [fig. 7] patterns belong from the *M. epistrophis* pattern was given by me in 1926 (pp. 503—505, figs. 19—23). The essence of

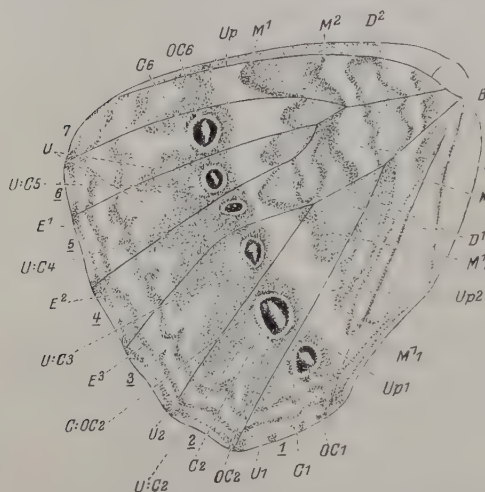


Fig. 5. *Morpho epistrophis* HBN. (hind-wing underside). *B* Basalis; *C* 1, *C* 2, *C* 6 Circuli in the 1st, 2nd and 6th cells respectively; *C:OC* 2, *C:OC* 6 interspaces between Circuli and eye-spots in the 2nd and 6th cells respectively; *D* 1 first Discalis; *D* 2 second Discalis; *E* 1 first Externa; *E* 2 second Externa; *E* 3 third Externa; *M* 1 first Media; *M* 2 second Media; *M* 1.1, *M* 1.2 portions of first Media in the 1st and 2nd cells respectively; *M* 2.1, *M* 2.2 portions of second Media in the 1st and discal cells respectively; *OC* 1, *OC* 2, *OC* 6 eye-spots in the 1st, 2nd and 6th cells respectively; *U* Umbra; *U* 1, *U* 2 portions of Umbra in the 1st and 2nd cells respectively; *Up* part of Umbra lying proximally from eye-spots; *Up* 1, *Up* 2 portions of *Up* in the 1st and 2nd cells respectively; *U:C* 2, *U:C* 3, *U:C* 4, *U:C* 5, *U:C* 6 interspaces between Umbra and Circuli in the 2nd, 3rd, 4th, 5th and 6th cells respectively. Arabic ciphers near the wing-margin designate the numbers of border cells, a line under the cipher means the presence of eye-spot in the given cell.

parallel to the outlines of the corresponding eye-spots, the existence of the former can be ascribed to a kind of "pressure" of the latter upon the umbral "substance". The interrelations are much clearer in *Morpho peleides* (fig. 6). The general appearance of the *M. peleides* pattern differs considerably from that of *M. epistrophis*. A complete account of the derivation of the *M. achilles* type of pattern (to which the *M. peleides* and *M. papyrius* [fig. 7] patterns belong from the *M. epistrophis* pattern was given by me in 1926 (pp. 503—505, figs. 19—23). The essence of

it consists in the melanisation of the areas enclosed between the Mediae (M^1 , M^2) and within the second Discalis (D^2), and in the narrowing of all the interspaces between the components; e. g. the interspace between Up and M^1 which is fairly broad in fig. 5 is quite narrow in fig. 6. Concerning the alterations, which are especially interesting in the case under consideration, it must be pointed out that the eye-spots in fig. 6 are much larger than in fig. 5 and are provided with Circuli ($C1$, $C2$, $C6$). The part of the Umbra which adheres to the eye-spots proximally has become very narrow, and it is quite evident that its portions designated as $Up1$ and $Up2$ are concentric to $OC1$ and $OC2$ respectively. Still more evident is it that Up which crosses the 5th, 6th and 7th cells is concentric to the giant $OC6$ and $C6$. The process reaches its maximum development in *Morpho papyrius* (fig. 7). Both $Up1$ and $Up2$ are considerably more curved in that species than are their homologues in the preceding species. The same takes place in the 3rd cell. The curvature of Up in fig. 7 has almost reached 180° . It must be pointed out that the interspaces between $Up1$, $Up2$, Up and $C1$, $C2$, $C6$ respectively have become very narrow and that the concentricity of all

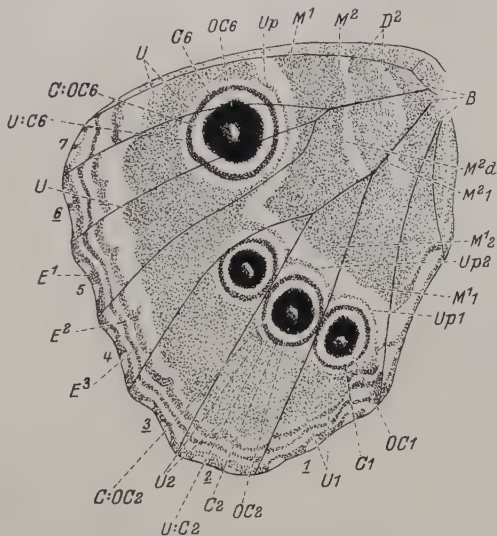


Fig. 6. *Morpho peleides* KOLL. (hind-wing underside).
Lettering see fig. 5.

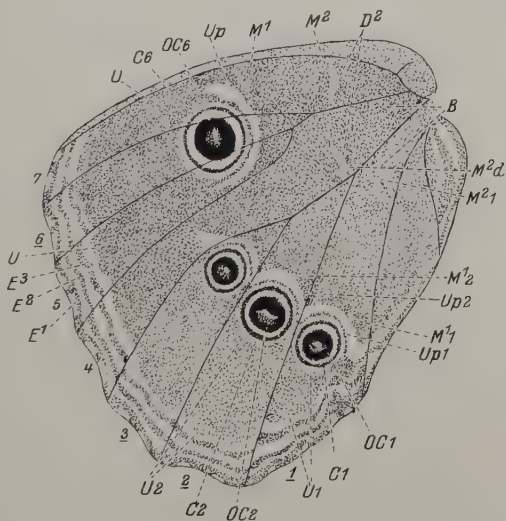


Fig. 7. *Morpho papyrius* HOPF. (hind-wing underside).
Lettering see fig. 5.

out that the interspaces between $Up1$, $Up2$, Up and $C1$, $C2$, $C6$ respectively have become very narrow and that the concentricity of all

the components just enumerated, and of *OC* 1, *OC* 2 and *OC* 6 is very exact. It seems that the best "explanation" is to say that the eye-spots and Circuli "press" upon the adherent parts of the Umbra and alter the shape of the latter. That is what I mean by the activity of eye-spots.

The moulding influence of the eye-spots is not restricted to the Umbra but spreads beyond it both proximally and distally. The former is the case in the same *Morpho* series (figs. 5—7) and concerns the first Media (M^1). In *M. epistrophis* (fig. 5) the interspace between the Umbra (*Up*, *Up* 2, *Up* 1) and the first Media (M^1 , M^{12} , M^{11}) is fairly broad and of such varying breadth in different cells that no connection can be stated between it and the bordering stripes (*i. e.* *U* and M^1) as regards their form. But in *M. peleides* (fig. 6) the same interspace has considerably narrowed, and the first Media, instead of being sinuous as in the preceding specimen, has acquired a more regular form. 1st posterior half, which begins from the middle of the 4th cell and crosses the 3rd, 2nd (M^{12}) and 1st (M^{11}) cells, is almost rectilinear. 1st anterior half which occupies the fore part of the 4th cell and the 5th, 6th and 7th cells is markedly curved inwards. That curvature is of a very regular form and corresponds to the curvature of *Up* considered above. It is suggested that the shape of this part of the first Media is influenced by the giant *OC* 6. This assumption is strongly supported by the condition observed in *Morpho papyrius* (fig. 7). In that species the two halves of the first Media have become separated owing to the fusion of this stripe with the Umbra, which takes place principally in the 4th cell.

The anterior half of the first Media (M^1) in *M. papyrius* almost forms a semicircle lying in the 5th, 6th and 7th cells. It is almost exactly concentric with *Up*, *C* 6 and *OC* 6. Similar alterations take place in the posterior half of the first Media. Its 1st (M^{11}) and 2nd (M^{12}) cell portions, which are rectilinear in fig. 6, are bow-like and concentric with *Up* 1, *C* 1, *OC* 1 and *Up* 2, *C* 2, *OC* 2 respectively in fig. 7. The case of the 3rd cell is similar. Thus wherever an eye-spot together with its Circulus and umbral ring is situated sufficiently close to the first Media a concentric curvature of the latter is the result. Consequently the eye-spots influence the shape of the first Media in the same way as they do that of the Umbra.

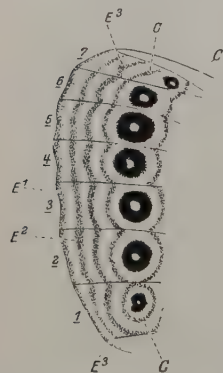


Fig. 8. *Anadebis himachala* MOORE (fore-wing underside). Lettering see fig. 1, p. 39.

A similar phenomenon can be recorded distally from the eye-spots, namely in the third Externa (E^3). In a Satyrid *Anadebis himachala* (fig. 8) the cell-portions of that stripe are bent down

and approximately concentric with the eye-spots and Circuli (*C*). Some traces of a similar curvature are also conspicuous in E^2 . Obviously the essence of the thing is the same as in the Umbra and first Media of *Morpho*.

B. Symmetry due to eye-spots.

Thus, beyond the Umbra, the influence of the eye-spots can be traced in the third Externa and first Media, two components which are situated very far from one another in the prototype (cf. E^3 and M^1 in fig. 1, p. 39). In all these cases the influence may be described as a kind of "pressure", for it appears to be necessary, for the eye-spot and of the influenced component to be very close to get the effect. But the phenomenon can acquire a more complicated form.

Let us turn to a Satyrid genus, *Euptychia*. The wing-pattern of *Euptychia camerta* (fig. 9) is very similar to the prototype. On both its wings there are three Externae (E^1 , E^2 , E^3), a series of eye-spots, the Umbra (*U*), the first and second Media (M^1 , M^2), and the first Discalia (D^1). Thus the majority of transverse components are present, all of them differing but slightly from the prototype.

The general appearance of *Euptychia cephus* (fig. 10) is considerably different from that of *E. camerta*, but the morphological composition of the two species is very much alike. *E. cephus* differs from *E. camerta* in the absence of D^1 , in the presence of the Basalis (*B*) on the hind-wing and in the elimination of most of the eye-spots. There are only three rudimentary eye-spots on the hind-wing in fig. 10 instead of six well pronounced in fig. 9, and none instead of five on the fore-wing, but all the remaining components are the same. The principal difference in appearance between the two species is due to the shape and position of the pattern components. The differences are as follows: E^3 in fig. 10 is much broader, especially on the hindwing, and lies further from the wing-margin than in fig. 9. *U* is also displaced towards the wing-base, and its breadth and coloration do not differ from those of E^3 and the Mediae in fig. 10 whereas in fig. 9 *U* is very faint *i. e.* it has acquired a stripe-like structure which is especially marked on the fore-wing where no eye-spots are present. M^1 has also undergone a displacement towards the wing base. It crosses the discal cells on both wings in fig. 10, whereas it lies distally from those cells in fig. 9. Besides this, the form of the stripe in fig. 10 has become rectilinear on the hind-wing, and is bent in on the fore-wing instead of being bent down as in fig. 9. Similar dislocation is recorded in M^2 . Finally, both Mediae are much broader in fig. 10 than in fig. 9. These are the chief differences between *E. camerta* and *E. cephus* which make the general appearances of the two species so unlike. Perhaps the transition from one to the other does not seem sufficiently gradual. One could easily find several forms in the enormous

genus *Euptychia* which would fill up the gap between the two species dealt with, but I abstain from doing so as not to lengthen the paper.

Let us return now to the position of the Umbra and the eye-spots in the two *Euptychia*. In fig. 9 those components are approximated to E^3 and fairly remote from M^1 especially on the hind-wing. In fig. 10 the stripe-like Umbra (U) is situated just in the middle between M^1 and E^3 , the two last-named stripes forming a symmetrical pair, the axis of which is formed by the Umbra and the eye-spots.

The same condition, but in a more pronounced form, is seen in *Euptychia phocion* (fig. 11). This species shows many modifications not to be discussed in this paper, but it is obvious that, on its hind-wing,

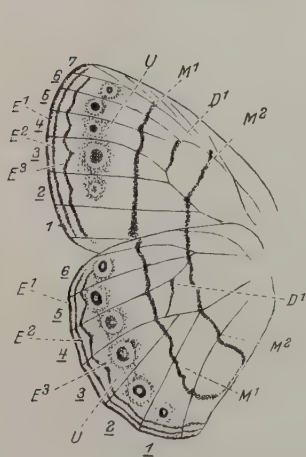


Fig. 9.
Euptychia camerta
(underside). Lettering
see fig. 1, p. 39.

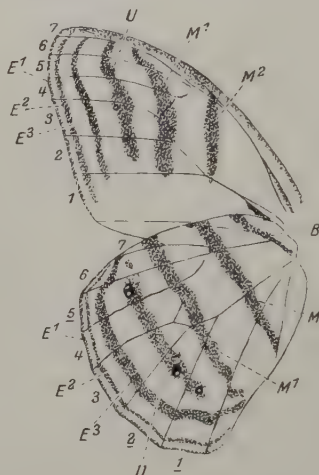


Fig. 10.
Euptychia cephus F.
(underside). Lettering
see fig. 1, p. 39.

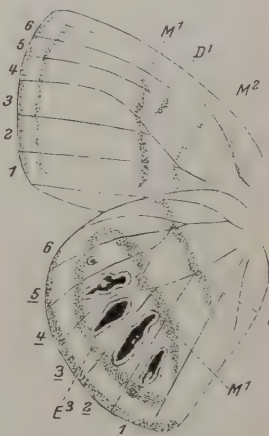


Fig. 11.
Euptychia phocion F.
(underside). Lettering
see fig. 1, p. 39.

E^3 and M^1 have coalesced in front and have almost done so behind. An elongated, symmetrical ring is the result, its axis of symmetry being occupied by the peculiarly elongated eye-spots. Thus the latter seem to possess a kind of organising force.

Similar is the case in an Amathusiid (Eastern Morphid) *Clerome assama* (fig. 12) in which E^3 and M^1 are fused by their posterior ends; their colour and structure are similar, and they are placed symmetrically to the series of light markings which correspond to eye-spots.

Still more complicated interrelations are observed in the Nymphalid *Lucinia cadma* (fig. 13). In that butterfly the series of eye-spots, with their Circuli [$C(2.3)$, $C(5.6)$], is placed in the middle of the wide area limited by E^3 and M^1 . The symmetry of the last named stripes is not restricted to their position but is also revealed in their other characters,

e. g. E^3 and M^1 are of the same breadth, which is considerable, and brownish colour, E^3 thereby differing from its two distal neighbours E^1 and E^2 which are quite narrow. Since E^3 is as narrow as E^2 in the 1st cell (it is to be noticed that E^1 is absent in that cell, but is present in some other representatives of the genus), it is evident that the broadening of E^3 must be regarded as a derived condition, which can be ascribed to the influence of eye-spots. Thus the case of *Lucinia* is similar in a way to SÜFFERT's case of *Cyrestis*, in which the stripes of a given pair are characterised, not only by their symmetrical position, but also by the similarity of their coloration and structure.

It is interesting to notice that in *Euptychia*, *Clerome* and *Lucinia* the symmetry of E^3 and M^1 does not interfere with the evident symmetry of M^1 and M^2 .

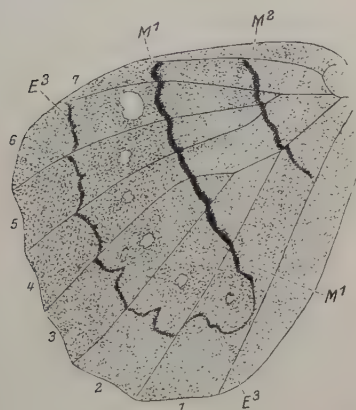


Fig. 12. *Clerome assama* WESTW. (underside).
Lettering see fig. 1, p. 39.

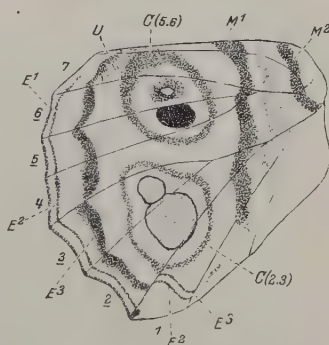


Fig. 13. *Lucinia cadma* DR. (hind-wing underside). $C(2.3)$ complex Circulus belonging to the 2nd and 3rd cells, $C(5.6)$ complex Circulus belonging to the 5th and 6th cells. Other letters as in fig. 1, p. 39.

Thus the above analysis of *Euptychia*, *Clerome* and *Lucinia* shows that E^3 and M^1 in these genera may be symmetrical to one another just as E^3 and U (SÜFFERT's *Od* and *Op* respectively) are symmetrical in *Cyrestis* (fig. 4). Consequently E^3 may constitute a symmetrical pair either with M^1 or with the Umbral stripe which originates from the proximal border of the Umbra (U). It is evident that the two alternatives cannot be satisfied by one pattern scheme and I therefore consider them both as modified conditions not to be expressed in the prototype. Their undeniable existence seems to me a manifestation of the organising force of eye-spots.

C. Independence of Externae.

The above consideration shows that the influence of eye-spots can be traced some distance beyond the limits of SÜFFERT's Ocellar system of symmetry. But, on the other hand, it may be easily shown that the

third Externa (E^3 in fig. 1 corresponding to Od in fig. 2), included by him in that system, may be quite independent of the eye-spots; *e. g.* in some palaearctic genera of Satyridae two conditions are often observed in this stripe which may be described as opposite to one another.

In *Melanargia arge* (fig. 14) every cell-portion of E^3 is bent inwards. In *Satyrus geyeri* (fig. 15) the cell-portions of the same stripe are bent downwards. As the position of the eye-spots is almost the same in both species, it is evident that they do not influence the shape of the cell-portions of E^3 . A third condition of E^3 , namely the rectilinear shape of its cell-bars, is also observed in some species of *Melanargia* and *Satyrus* (cf. fig. 5 in my paper dealing with the last named genus 1929). In these cases, also, no dependence upon eye-spots has been recorded.

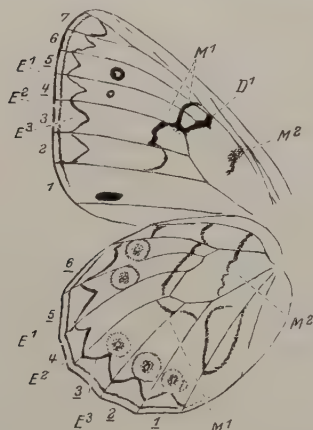


Fig. 14. *Melanargia arge* SULZ. (underside).
Lettering see fig. 1, p. 39.

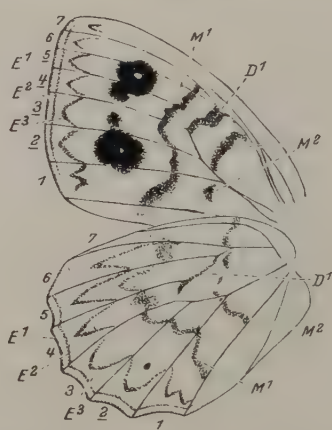


Fig. 15. *Satyrus geyeri* HS. (underside).
Lettering see fig. 1, p. 39.

As far as my experience goes, the independence of E^3 from eye-spots can be considered as a rule, whereas the condition observed in *Anadebis* (fig. 8) is much less typical.

The whole of the above evidence leads me to the conclusion that the participation of E^3 (resp. Od) in SÜFFERT's Ocellar system cannot be regarded as a prototypical condition, and I think that the three Externae of the prototype better express the actual state of things than do the two "Randbinden" of SÜFFERT's scheme.

D. Umbra and derivation of Circuli.

Now to return to the Umbra. The only counterpart of U in the prototype is Op in SÜFFERT's scheme, and that Op does not differ substantially from the other stripes of his scheme. I must emphasize in this connection the singular qualities of the Umbra. In spite of the fact

In my paper of 1926 I mentioned that Circuli originate from the Umbra (p. 495). Some evidence in favour of this view can be given by re-examining *Morpho epistrophis* (fig. 16), which shows the be-

Z. f. Morphol. u. Ökol. d. Tiere Bd. 14.

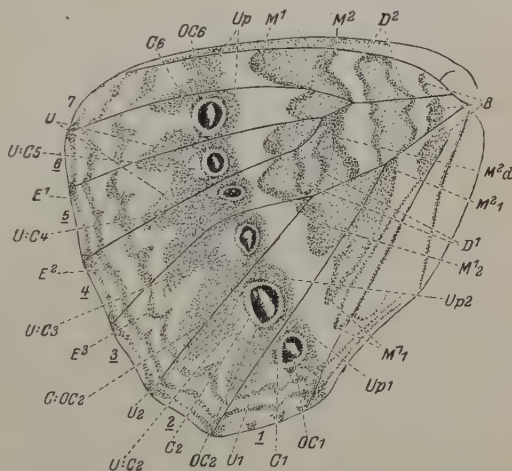


Fig. 16. *Morpho epistrophis* HBN. (hind-wing underside).
Lettering see fig. 5, p. 42.

interspace of the 2nd cell; the colon indicates the interspace between two components. The process of separation may be easily imagined on examining the homologues of the triangular interspace ($U : C' 2$), which are present in every other cell except the 7th. The interspaces may be called the Umbro-Circular interspaces ($U : C$) as they are really placed between the Umbra and the Circuli. In the 4th cell, the Umbro-Circular interspace ($U : C' 4$) is rather minute, and occupies a small proportion of the circumference of the rudimentary Circulus; in the 5th cell it ($U : C' 5$) is considerably greater; in the 2nd one it ($U : C' 2$) occupies a considerable proportion of the circumference of $C' 2$; and, finally, in the 3rd cell ($U : C' 3$) has so increased that it shows an obvious tendency to embrace the eye-spot with its Circulus. Supposing that tendency to be developed, the Umbro-Circular interspaces would enclose the whole circumference of the Circulus, and thus totally separate the latter from the Umbra. This is the condition observed in *Morpho peleides* (fig. 6, p. 43) where, between the darker Circuli ($C' 2$, $C' 6$) and the somewhat lighter Umbra, there are circular interspaces ($U : C' 2$, $U : C' 6$) which obviously correspond to the triangular and semilunar $U : C$ of *M. epistrophis*. The same condition can be seen in the other cells of *M. peleides* which possess eye-spots, and also in *M. papyrius* (fig. 7, p. 43). This correspondance is supported by the fact that, in all the three, species of *Morpho* dealt with, the Circulo-Ocellar interspaces ($C : OC$) show a typical yellow coloration, whereas the Umbro-Circular ones ($U : C$) are of the same white (in *M. epistrophis*) or bluish hue (in *M. peleides* and *M. papyrius*) as the numerous other interspaces which are present in their complicated patterns.

Thus the formation of a Circulus consists of two processes, first, of a concentration of pigment near the yellow zone surrounding the eye-spots and, secondly, of a separation of the dark rings thus formed from the rest of the Umbra.

But, in spite of their umbral origin, the Circuli are most intimately connected with the eye-spots. They are exactly concentric with the latter, every alteration of an eye-spot results in a corresponding alteration of its Circulus, and the presence of an eye-spot seems to be a necessary condition for the presence of a well developed Circulus. Thus the circular form is typical of a Circulus. But in some cases Circuli may fuse with one another and thus two stripes which are symmetrical to the series of eye-spots result. This is the case in *Anadebis* (fig. 8, p. 44) described by me (1924, p. 515, fig. 4) and in *Cyrestis* described by SÜFFERT. I have very little doubt that the components in *Cyrestis* (fig. 3, p. 40) designated by SÜFFERT Op^1 and Od^1 correspond to the Circuli of the prototype. His Op^3 and Od^3 correspond to the Umbral stripe (U) and to the third Externa (E^3) respectively. As to Op^2 and Od^2 , they pro-

bably are also derived from the Umbra, but, without a special research, which I am unable to perform now, I cannot say definitely what is the relation of these very interesting stripes to the prototype. I can only point out that on the underside of *Cyrestis earli* (fig. 4), which is very closely allied to *C. cocles* (fig. 3) studied by SÜFFERT, the stripes in question are wanting, while the remaining ones, *i. e.* E^3 ($= Od^3$), C ($= Od^1, Op^1$) and U ($= Op^3$), are present.

I must remark that both in SÜFFERT's scheme and in his figures of *Cyrestis cocles*, *Cyrestis camillus* and *Kallima inachis* (1927, pp. 395, 398, 404, 406) the components designated by him as Op , Od , Op^1 , Od^1 , Op^3 and Od^3 , are figured in the double condition. Yet, neither in the photographs which accompany his diagrammatical figures, nor in the specimens of these and allied species that I have examined, is any sign of reduplication to be found.

E. Eye-spots.

Finally I have to consider the eye-spots themselves. Their typical form has been described by me as "a circle with the light remnant of background (the pupilla of the systematists) in its centre" (1924, p. 511). The presence of a pupil is one of the most important characters of a Nymphaloid eye-spot. The pupil may be lost, or thoroughly modified, but undoubtedly the ground form of a Nymphaloid eye-spot is pupillate. Very typical examples may be seen in figs. 5, 6, 7, 8, 9 and 15. In SÜFFERT's scheme (fig. 2, p. 39) there are no pupils, and the eye-spots are figured as minute black circles surrounded by rings. No explanation of this structure is given, and I consider the pupillate eye-spots of the prototype to be more correct.

The above comparison of the two schemes can be summarised as follows. 1. The stripes which correspond to the third Externa (E^3) and to the proximal edge of the Umbra (U) of the prototype are included by SÜFFERT in the Ocellar system of symmetry. I consider that system to be a particular case of the singular influence of eye-spots upon neighbouring components. E^3 and U of the prototype which correspond to Od and Op of SÜFFERT's scheme respectively are independent components of quite different natures. 2. The singularly "passive" character of the Umbra (which more or less corresponds to Op of SÜFFERT's scheme) and, 3., the most characteristic fact of the presence of pupillae in the eye-spots, are not recorded in SÜFFERT's scheme.

3. Proximal parts of the schemes.

Let us now pass on to the more proximally placed components designated by me as the Medio-discal system (1924, p. 512), whereas SÜFFERT considers the most important of them as forming the "Central

symmetry system". These systems show more correspondence in the two schemes under comparison than the components dealt with above.

It is quite evident that M^1 and M^2 of fig. 1 correspond respectively to Cd and Cp of fig. 2, D^1 , D^2 , and B of fig. 1 correspond to D , H and W of fig. 2.

Perhaps the most interesting thing observed in these components is the symmetry between M^1 and M^2 of the prototype (Cd and Cp of SÜFFERT's scheme), on which fact emphasis is laid similarly by SÜFFERT and myself, namely that "the components D^1 , M^1 , M^2 , G^1 and G^2 constitute a certain system, one half of which repeats, as it were, the other half. The morphological axis of the system is constituted not so much by the first discal stripe as by the discal nervures. We observe that, with regard to them, all the stripes of the system symmetrically arrange themselves in pairs" (B. N. SCHWANWITSCH, 1924, p. 512, 513). The symmetry shown by M^1 , M^2 and D^1 is undoubtedly a genuine property of these components independent of anything else. The phenomenon has been particularly discussed by me (1924), and I need only repeat that the symmetry observed is not of the usual form, but is curvilinear.

This symmetry is somewhat difficult to discover in Rhopalocera as the symmetrical components of the prototype are extremely variable in actual patterns, and very often no trace of the prototypical condition is retained in either their structure or position. I completely agree with SÜFFERT's words that "es gelegentlich zuerst recht schwierig ist, selbst einen Schmetterlingskenner von dem Vorhandensein dieser Symmetrie zu überzeugen", as ideas concerning axes of symmetry, other than the longitudinal axis of the body, are not often met with. In explaining the prototype to my colleagues I often encountered difficulties which were evidently similar to those experienced by SÜFFERT with regard to his own scheme. This somewhat personal consideration is of interest, since it illustrates the difficulties which confront a research worker in this field.

As to the differences between SÜFFERT's „Central system“ and the Medio-discal system of the prototype, the existence of Granulatae (G^1 , G^2) in the latter should be noted. No homologues of these are present in SÜFFERT's scheme, though he mentions in the text that the stripes of the "Central system" may consist of several stripes, so that he is aware of the existence of symmetrical components lying inside the principal stripes of the system. By the way, in *Cyrestis cocles*, analysed by SÜFFERT, Granulatae are perfectly developed though not indicated in his figure (cf. fig. 3, p. 40). I have recorded them on the upperside of *Cyrestis earli* (1924, p. 524, fig. 29). Their rudiments are also present on the underside of its fore-wing (G^1 , G^2 in fig. 4, p. 41).

Another difference to be noticed is the condition of the first and second Discalia on the hind-wing. In SÜFFERT's scheme *D* (corresponding to D^1 of the prototype, cf. figs. 1, 2) is restricted to the veins closing the discal cell, whereas I have shown that in *Morpho sulkowskyi* (1924, p. 518, fig. 13) it enters the 7th cell, covering its total diameter, and, as the analysis of the Nymphalid genus *Phyciodes* shows, the stripe has also its posterior prolongation lying in the 1st and 2nd cells (*ibid.* p. 524, fig. 30). The first Discal stripe (D^1) of the prototype is constructed accordingly, thus being longer than its homologue in SÜFFERT's scheme. The opposite is the case with the second Discalis of the hind-wing. In SÜFFERT's scheme *H* (corresponding to D^2 of the prototype) projects beyond the discal cell both anteriorly and posteriorly. I was able to record only the first named prolongation of the second Discalis, and this is why in the prototype D^2 is restricted to the discal and 7th cells, and does not enter the 1st cell.

As to the fore-wing there is no difference concerning Discalia between the schemes under consideration. The same applies to the Basalia (*B* of the prototype corresponds to *W* of SÜFFERT's scheme) of both wings.

The structure of the discal stripes is described similarly by SÜFFERT and myself. In my description they are characterised as double, while he calls them "hollow". I need only mention that, in the figure given by SÜFFERT, both the Discalia and the Basalia are of a more complicated structure than is explained in his text. On the other hand, I have observed in *Cyrestis* that, between the two usual halves of D^1 , a third stripe may appear lying just on the discal veins (1924, p. 524, fig. 29).

But generally I consider all the above-recorded differences between the Medio-discal system of the prototype and the "Centralsystem" and "Hohlbinde" of SÜFFERT's scheme to be of secondary importance. Much more important is the fact that the most singular feature shown by the Medio-discal system, *i. e.* its symmetrical structure, has been similarly described by both SÜFFERT and myself.

Thus the most substantial differences between the two schemes take place in their peripheric parts. I consider the prototype to be principally a working scheme, which may always be altered in the process of work. I think that future research alone can definitely show which of the schemes is more adequate for the whole of the group. Regarding my current work on the analysis of certain groups of Nymphalidae and Satyridae, the prototype is a satisfactory contrivance. I am, however, perfectly aware, that, in some other groups of Nymphalids, there are components neither recorded in the prototype nor in SÜFFERT's scheme. Hence, both of them must be regarded as only a first approximation to the discovery of the real ground plan of the wing-pattern in the group in question.

4. Realisation and modifications of the schemes.

Besides the description of the scheme SÜFFERT considers its realisation and its modifications. As to the former, he says that the scheme is never realised completely, some parts or others of it being always absent (1927, p. 398). This exactly corresponds to my own view, that the prototype "is a purely abstract scheme, and the fundamental character of its realisation consists in its not being entirely realised in any species or individual" (1924, p. 514). SÜFFERT considers *Cyrestis cocles* to be one of the forms nearest to the scheme, but I must point out that its eye-spots (cf. figs. 3, 4, pp. 40, 41), are far from being prototypical. Some of them are extremely narrowed, which is mentioned by the author himself. Moreover, the eye-spot lying in the 1st cell of the hind-wing of *Cyrestis* has undergone a singular dislocation, and, instead of being placed in the series to which it belongs, it lies outside the latter at the base of the posterior of the two tails which are so typical of the genus. In addition to this, the Mediae of *Cyrestis* (M^1 , M^2 in fig. 4, *Cd*, *Cp* in fig. 3) have undergone considerable displacements which are recorded by SÜFFERT in part; on the fore-wing the portions of M^1 lying in the 1st and 2nd cells (fig. 4) are considerably shifted towards the wing-base, and have thus lost the connection with the more anterior part of the stripe. The same is the case with the 1st cell-portion of M^2 (M^{21}). I have proposed (1925) the term "pierellisation" for this type of displacement. Very different are the modifications of the Mediae on the hind-wing of *Cyrestis*. The posterior ends of the Mediae (M^1 , M^2 in fig. 4, *Cd*, *Cp* in fig. 3) have been dislocated in a peripheric direction, and the stripes have acquired a singular shape which seems to be typical of hind-wings provided with tails. Thus *C. earli* and *C. cocles* show a number of modifications in their really complete patterns. Generally speaking, the majority of prototypical wings occur in Satyridae, especially in the genera *Euptychia* (fig. 9, p. 46), *Mycalaesis*, *Neope* and some others.

As to the modifications of the scheme, SÜFFERT dwells principally on dislocation (Verwerfung), and the resultant formation of complex components. Regarding this, I must again refer to my papers of 1925, 1926 and 1928 in which several cases of dislocations and complex components are dealt with. It should be emphasized that the two most important phenomena in the evolution of the pattern are similarly described by SÜFFERT and myself.

5. Conclusion about Rhopalocera and Kühn's data.

Thus the scheme of the wing-pattern and the manner of its modification, as described by SÜFFERT, are both similar to the prototype and to some of the ways in which it may be modified as established by me. This coincidence shows that the method chosen in this almost unexplored

field of scientific research has proved to be right, and I think that the main characters of the ground plan of the wing-pattern of the Nymphalidae, and allied families, can be regarded as firmly established.

This conclusion is also supported by KÜHN's recent data (1926) taken from *Argynnis paphia* und *A. lathonia*. He has shown that the numerous spots in their patterns can be reduced to several systems, which behave independently in temperature experiments. In a single experimentally modified wing one may observe the degeneration of one system although the others are still well developed. This phenomenon is due to the fact, stated by KÜHN, that in the pupal development "different systems have different sensitive periods" (p. 134) regarding temperature. But, for our purpose, it is especially important that he has shown that these systems correspond fairly exactly to the parts of SÜFFERT's scheme of the wing-pattern and, consequently, to the components of the prototype. This means that the components of the prototype, primarily separated on the basis of purely morphological criteria, have been proved to be physiologically different.

6. Heterocera.

Besides Rhopalocera, SÜFFERT has also investigated Heterocera, and has discovered that their discal veins represent, as it were, the axis of a symmetrical system of stripes. The latter may either be numerous, or only two, but the essence of the thing is the same as in the Rhopalocera. I did not touch the problem of symmetry in Heterocera in my previous publications but, as far as my experience goes, such symmetry actually exists, and I am glad that SÜFFERT describes the facts correctly, although he restricts himself to the most general statement. The principal interest lies in an analysis of the patterns in different families of Heterocera, so as to establish the homologous interrelations between their extremely variable patterns, which often show no trace of symmetry. During the printing of the present paper a work of K. HENKE (1928) is issued in which a number of the wing-patterns of Heterocera are studied, and the symmetry recorded in many cases.

7. Methods of studying insects coloration.

Finally I have to discuss briefly the purpose and significance of research on the wing-pattern of Lepidoptera. SÜFFERT's opinion is that a purely morphological investigation in this field must be considered as preliminary, and that the fundamental pattern laws can be discovered only by studying the physiology of pattern development. In spite of a risk of appearing somewhat out of date, I do not agree with such a point of view. I think that the position in the field of the morphology of insect coloration may be compared with the general position of zoology

before the period of CUVIER, when no ground plans of the structure of the animal groups were established, and data about the development of living things were extremely scarce. At the end of the eighteenth century a systematic investigation into animal morphology was started. Now, the most elementary part of this research can be regarded as complete all through the animal kingdom except in the extinct forms. Comparative anatomy and embryology are the two most important branches of this great work, and, of course, it is impossible to say which of the two is more important, since each of them has its own fundamental problems to solve. But, perhaps owing to the brilliant development of biological experiment during the last four decades, one observes some lack of interest in the structure of the adult organism as compared with its development and, especially, with the causation of that process. The adult forms are regarded silently as a kind of uninteresting by-product. Unfortunately that does not mean that they are thoroughly analysed. On the contrary, we have no purely morphological laws which are as exact as, for example, MENDEL's law of heredity. All we possess are several generalisations which are far from being exact and sufficiently elaborated, such, for instance, as the law of correlation, the law of balance of the organs, and a few others. Meanwhile one must not overlook that, however great the interest afforded by embryogenesis and its unknown laws may be, it is the adult organism which represents, as it were, the goal of the embryonic process. The fundamental vital functions of the animal, those of movement, reproduction, and nutrition are generally restricted to the adult organism; this is why only the latter, and not its embryo, must be regarded as the most perfect creation of natural forces. The very beauty of the majority of animals suggests the idea that there are some laws behind it, but they are yet quite unknown. NALIVKIN's idea about curvilinear symmetry (1925) shows what the direction of this research might be. This is why I believe the morphology of the adult forms has its own very profound interest.

Returning now to the insects, one might say that their structure and development are investigated on about the same scale as those of other groups, whereas their external anatomy is studied very elaborately owing to the enormous amount of systematic work done on the group. But our knowledge of the colour-patterns of insects is extremely backward and to be compared with the pre-Cuvierian level of general morphology. I think that, at the present time, the principal problems to be attacked are, to establish the ground plan of the coloration in adult insects, to derive from them all the existing colour-patterns, and to trace the rules which underlie the variability of the latter. As to the ontogeny of colour-patterns, it has to be shown what the physiological basis of the homologies stated in the adults is, and what are the pro-

cesses of the development of the colour-pattern in the individual. In other words the evolution of the ground plan is a subject for study in imagines and the evolution of the individual is for ontogenetic and experimental research. The two fields of work are closely connected with one another; both of them are equally important but neither must dominate the other. Very interesting recent data (GOLDSCHMIDT 1920, 1927; KÜHN 1926) suggest a direction for research upon the development of the colour-pattern. Meanwhile the unsurpassed variability of insect coloration shows that the latter represents an extremely complicated phenomenon worthy of special and most attentive study.

All the original drawings are made by myself from specimens in the Zoological Museum of the Academy of Science, Leningrad, except fig. 13, which was made from a specimen belonging to the British Museum (Natural History). Almost all of them are somewhat diagrammatical.

I am very glad to be able to express my most sincere thanks to Miss M. H. FULLEYLOVE and to Mr. N. D. RILEY, of the British Museum, for their kind revision of the English of this paper.

Summary.

Two schemes of the wing-pattern of Nymphalids and allied families are compared; one published by the author in 1924, another published by SÜFFERT in 1926. The general resemblance of the two is very close, and the coincidence of the results of the two independent investigations evidently proves the correctness of the data obtained. Several differences between the schemes are recorded; these are, principally, in their peripheric parts.

The phenomenon of the influence of one pattern component upon another, and the derivation of those components designated Circuli by the author are dealt with in the course of a comparison of the schemes.

Some of the processes in the evolution of the wing-pattern are described similarly by SÜFFERT and the author (*e. g.*, displacement, formation of complex components).

KÜHN's recent work (1926) shows that there are physiological differences between the pattern components which build up the schemes under consideration.

The importance of studying the pupal development of the wing-pattern, as pointed out by SÜFFERT, is undeniable. But, it seems that the most important way to elucidate the whole evolution of the ground plan of the wing-pattern in Lepidoptera, is to make a comparative study of the adult forms on the widest possible scale.

Bibliography.

Gebhardt, F. (1912): Die Hauptzüge der Pigmentverteilung im Schmetterlingsflügel im Lichte der Liesegangschen Niederschläge in Kolloiden. Verh. dtsh. zool. Ges. **22**. — **Goldschmidt, R.** (1920): Untersuchungen zur Entwicklungsphysiologie des Flügelmusters der Schmetterlinge. Arch. Entw.Mechan. **47**. — (1927): Physiologische Theorie der Vererbung. Berlin. — **Henke, K.** (1928): Über die Variabilität des Flügelmusters bei *Larentia sordidata* F. und einigen anderen Schmetterlingen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **12**. — **Kühn, A.** (1926): Über die Änderung des Zeichnungsmusters von Schmetterlingen durch Temperaturreize und das Grundscheina der Nymphalidenzeichnung. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. — **Nalivkin, D.** (1925): Die Symmetrie der organischen Welt. (Russian with a German abstract.) Bull. Inst. rech. biol. Univ. Perm **3**. — **Schwanwitsch, B. N.** (SHVANVICH, B. N.) (1923 a): Observations upon the wing-pattern in Rhopalocera (russ.). Proc. 1st Congress Russ. Zool., Anat. Histol. Petrograd. — (1923 b): The modifications of the wing-patterns in the family Nymphalidae (russ.). Ibid. — (1924): On the Ground-plan of Wing-pattern in Nymphalids and certain other Families of the Rhopaloceros Lepidoptera. Proc. Zool. Soc. London. — (1925): On a remarkable dislocation of the components of the wing-pattern in the Satyrid genus, *Pierella*. Entomologist **58**. — (1926 a): On the Modes of Evolution of the Wing-pattern in Nymphalids and certain other Families of the Rhopaloceros Lepidoptera. Proc. Zool. Soc. London. — (1926 b): The evolution of the wing-pattern in Rhopalocera. Proc. Entom. Soc. London. — (1927 a): The evolution of the wing-pattern in palaearctic Satyridae (russ.). Proc. 2nd Congress Russ. Zool., Anat. Histologists, Moscow. — (1927 b): Some peculiar modifications of the wing-pattern of Rhopalocera (russ.). Ibid. — (1928 a): Studies upon the wing-pattern of *Pierella* and related genera of South American Satyridan butterflies. Z. Morph. u. Ökol. Tiered **10**. — (1928 b): Pierellisation of stripes in the wing-pattern of the genus *Rhaphicera* Btl. (Lepidoptera Satyridae). Ibid. **11**. — (1928 c): Recent advancements in the field of Insects coloration (russ.). Proc. 3rd Congr. Russ. Zool., Anat., Hist. — (1929): Evolution of the wing-pattern in palaearctic Satyridae. I. Genera *Satyrus* and *Oeneis*. Ibid. **13**. — **Schröder** (1926): Handbuch der Entomologie. 6. Kap.: Die Färbung der Insekten von O. Prochnow 444—446. — **Süffert, F.** (1924): Morphologie und Optik der Schmetterlingsschuppen, insbesondere die Schillerfarben der Schmetterlinge. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **1**. — (1926): Abstracts in the above indicated Kühn's work and Schröder's Handbuch. — (1927): Zur vergleichenden Analyse der Schmetterlingszeichnung. Biol. Zbl. **47**.

(Aus dem Zoologischen Laboratorium des Instituts für Pflanzenkrankheiten
Bonn-Poppelsdorf.)

KOPF UND THORAX VON PSYLLA MALI SCHMIDB.
(HEMIPTERA—HOMOPTERA.)
EINE MORPHOGENETISCHE STUDIE.

Von

HERMANN WEBER.

Mit 35 Textabbildungen.

(Eingegangen am 10. September 1928.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung.	60
I. Literatur	63
II. Material und Technik	64
III. Der Kopf	65
A. Das Epicranium	71
B. Der Vorderkopf	72
1. Das Clypeolabrum	74
2. Die Laminae mandibulares	76
3. Die Laminae maxillares	78
4. Der Hypopharynx	78
5. Das Tentorium	80
6. Die Stechborsten	80
7. Die Speichelpumpe	82
8. Der Pharynx	83
9. Die Mundhöhle	85
10. Die Beziehungen der Stechborsten zu den umliegenden Organen	86
C. Das Labium und die Crumena	89
D. Die Kopfmuskulatur	90
1. Die Muskeln des Clypeus	90
2. Die Muskeln der Mandibularborsten	91
3. Die Muskeln der Maxillarborsten	92
4. Die Muskeln des Hypopharynx	92
5. Die Muskeln des Tentoriums	92
6. Die Muskeln des Labiums	94
E. Zur Entwicklung des Kopfes	94
1. Entwicklung des Epicraniums	96
2. Entwicklung des Vorderkopfes	96
3. Entwicklung des Labiums	99
IV. Der Thorax	99
A. Der Thorax der Larve	103
1. Der Metathorax	103
2. Der Mesothorax	112
3. Der Prothorax	112

B. Der Thorax der Imago	113
1. Der Prothorax	113
2. Der Mesothorax	118
a) Das Skelett der Stammes	118
b) Das Bein	123
c) Das Flügelgelenk	124
d) Die Muskulatur	127
3. Der Metathorax	133
a) Das Skelett des Stammes	134
b) Das Sprungbein	136
c) Die Muskulatur	138
C. Die Mechanik des Thorax	144
D. Die Entwicklung des Thorax	147
E. Allgemeines zur Morphologie des Thorax	155
V. Schluß	160
VI. Literaturverzeichnis	162
VII. Erklärung der Abkürzungen in den Figuren	163

Der Apfelsauger, *Psylla mali*, der in Deutschland erst in den letzten Jahren als wirtschaftlich bedeutsamer Schädling erkannt wurde, ist, wie die Psylliden überhaupt, auch von der nicht ausschließlich nach wirtschaftlichen Gesichtspunkten arbeitenden Forschung über Gebühr vernachlässigt worden. Das ist um so bedauerlicher, als gerade die Psylliden aus mehr als einem Grunde Interesse verdienen.

Die Verwandtschaftsbeziehungen der unter den Namen Psylliden, Aleurodiden, Aphiden und Cocciden bekannten Homopterengruppen untereinander und zu den Cicadinen sind durchaus noch nicht völlig geklärt, wie die folgende Zusammenstellung der Ansichten BÖRNER'S, HANDLIRSCHS und anderer Autoren zeigt:

System der Homopteren.

nach BÖRNER (1904)	nach HANDLIRSCH (1925)
<i>Superfamilie: Cicadina</i>	<i>Unterordnung: Cicadariae</i>
<i>Superfamilie: Psyllina</i>	<i>Unterordnung: Psyllides</i>
Familie: Psyllidae	<i>Unterordnung: Aleurodides</i>
Familie: Aleurodidae	<i>Unterordnung: Aphidoidea</i>
<i>Superfamilie: Aphidina</i>	Familie: Aphididae
Familie: Aphididae	Unterfamilie: Chermesinae
Familie: Phylloxeridae	Unterfamilie: Aphidinae
Familie: Coccidae	<i>Unterordnung: Coccides</i>
nach HEYMONS (1915)	nach STELLWAAG (1928)
<i>Tribus: Cicadina</i>	<i>Sektion: Psylloidea</i>
<i>Tribus: Psyllina</i>	Familie: Psyllidae
<i>Tribus: Aleurodina</i>	Familie: Aleurodidae
<i>Tribus: Aphidina</i>	<i>Sektion: Cicadina</i>
Familie: Aphididae	<i>Sektion: Aphidoidea</i>
Familie: Chermesidae	<i>Sektion: Coccoidea</i>
Familie: Coccidae	

Die großen Unterschiede, die die vorstehenden Tabellen zeigen, besonders das Verwandtschaftsverhältnis der Aphiden mit den Cocciden und der Aleurodiden mit den Psylliden betreffend, sind in der Hauptsache darauf zurückzuführen, daß die morphologischen Verhältnisse noch ganz ungenügend bekannt sind. Je weniger von den morphologischen Eigentümlichkeiten einer Gruppe bekannt ist, desto leichter scheint es, systematische Gruppen zu bilden, desto näher liegt aber auch die Gefahr, daß diese Gruppen völlig unnatürlich sind. Sehr mit Recht betont HANDLIRSCH, daß ein einzelnes Merkmal bei aller sonstigen Übereinstimmung genügen kann, um die Ableitung einer Form von der anderen auszuschließen, daß aber Übereinstimmung in einem, ja in mehreren Merkmalen noch keinen Beweis für direkte Abstammung bildet. Was speziell die Homopteren betrifft, so hat schon BÖRNER darauf hingewiesen, wie verschieden ihr System ausfallen müßte, je nachdem man das eine oder das andere Merkmal in den Vordergrund stellte. So steht BÖRNER'S System im scharfen Gegensatze zu der in erster Linie auf der Fühlergliederung beruhenden alten Einteilung BURMEISTERS, die den Cicadinen die Pflanzenläuse, einschließlich Psylliden und Aleurodiden gegenüberstellt. Wenn sich BÖRNER auch bemühte, diesen Fehler abzustellen, so hat sein System im einzelnen doch manchen Widerspruch herausgefordert (siehe obige Tabellen) und es läßt sich nicht leugnen, daß auch es sich noch nicht auf genügend breiter Basis erhebt, weil es sich zu sehr an das Skelett als einzige morphologische Grundlage klammert und daneben nur noch die Biologie berücksichtigt (BÖRNER 1908, Seite 86, „das Skelett, die Haut, als Träger aller systematisch verwertbaren Eigenschaften“).

Im Lauf meiner, vor kurzem erschienenen Untersuchungen an *Aphis* und vor allem im Lauf einer, von mir vor einiger Zeit begonnenen monographischen Bearbeitung von *Asterochiton* (*Trialeurodes*, *Aleurodes*) *vaporariorum* WESTWOOD kam mir deutlich zum Bewußtsein, daß eine Festigung des schwankenden Homopterensystems sich nur erreichen läßt, wenn die morphologische Forschung intensiv, nicht nur extensiv, betrieben wird. Die seitherigen Untersuchungen, speziell die über die Psylliden und Aleurodiden, versagen gewöhnlich, wenn man von ihnen ins Einzelne gehende Daten verlangt. Solche sind aber, noch mehr als für die systematische und phylogenetische Forschung, für die ontogenetische und anatomisch-physiologische unentbehrlich.

Gerade vom *ontogenetischem* Standpunkt aus verdienen die Psylliden besondere Beachtung. Schon BÖRNER (1909) und neuerdings HANDLIRSCH haben auf ihre Metamorphose hingewiesen und besonders BÖRNER betont, daß bei den Psylliden „das letzte Nymphenstadium durch Vorbildung der imaginalen Fühler- und Beingliederung bereits eine besondere Stellung einnimmt, es zeigt uns die allmähliche Fixierung des

einzigsten Nymphenstadiums der Homo- und Holometabolen durch Verschärfung der imaginifugalen Merkmale der Jugendstadien“ (a. a. O., 1909, Seite 306/7). HANDLIERSCH bezeichnet die erwachsene Larve von *Psylla* als semiimaginiform, sie weicht in der Tat in vielen Punkten, im Bau des Labiums, der flachen Körperform, dem Bau und der Stellung der Beine von der Imago ab, unterscheidet sich aber auch von den vorhergehenden Larvenstadien in der von BÖRNER gekennzeichneten Weise. Sie nimmt also unter den Larvenstadien wohl eine Sonderstellung ein, differiert aber von der Nymphe der Chermesiden (Homometabola n. BÖRNER), der männlichen Cocciden (Parametabola), sowie der Puppe der echten Holometabola dadurch, daß sie nicht als erstes Stadium Flügelansätze trägt. So leitet die Metamorphose der Psylliden von den einfachsten Fällen der Hemimetabolie, wie sie sich bei den Heteropteren und den Aphiden finden (Archimetabola BÖRNER), über zu den Holometabolen und lehrt uns das Entstehen der Holometabolie begreifen¹. Vor allem führt sie auch zum Verständnis der sonderbaren Metamorphose der Aleurodiden, auf die ich später noch zurückkommen werde.

Die vorliegende Arbeit soll denn auch eingehender, als das bisher geschah, sich mit der Metamorphose der Psylliden befassen und vor allem die während der Entwicklung am Skelett und der Muskulatur vor sich gehenden Umwandlungsprozesse klarzustellen suchen, wobei allerdings auf die histologischen bzw. cytologischen Einzelheiten weniger Wert gelegt wird als auf die im engeren Sinne anatomischen Verhältnisse. Bei den Psylliden ist es besonders bemerkenswert, daß die ziemlich tiefgreifenden Umwandlungen sich vollziehen, ohne daß ein Ruhestadium eingeschaltet wird, ohne daß also die larvalen Organe zu irgendeinem Zeitpunkt funktionsunfähig sind. Auch die hierher gehörigen Vorgänge vermögen ein Licht auf die Entwicklungsprozesse bei den Holometabolen zu werfen und den bei den höchstentwickelten Insekten im Puppenstadium eintretenden Histolyse- und Gewebserneuerungsvorgängen, der von Imaginalscheiben aus erfolgenden Gliedmaßenbildung usw. etwas von ihrer Fremdartigkeit zu nehmen.

Weiter war es mir noch darum zu tun, meine, an den Aphiden gewonnenen, die *Morphologie* des Kopfs und des Thorax betreffenden Befunde (1928) auf eine weitere Hemipterengruppe auszudehnen und so weiteres Material zur Kenntnis der stark vernachlässigten Hemipterenmorphologie beizutragen.

Die *Funktion* der Mundwerkzeuge der Psylliden und ihrer Larven habe

¹ Um Mißverständnissen zu begegnen, soll hier betont werden, daß die Ansätze zu einer Art von Holometabolie, wie wir sie bei manchen Homopteren finden, phylogenetisch nichts mit der echten Holometabolie der als Holometabola bekannten Insektenordnungen zu tun hat. Um so interessanter ist der Vergleich der ähnlichen, diphyletisch entstandenen Erscheinungen.

ich 1928 im Rahmen einer vergleichend physiologischen Arbeit a. a. O. schon ausführlich besprochen, brauche sie also im folgenden nur zu streifen und die in jener Arbeit angekündigten anatomischen Grundlagen zu liefern. Die Funktion des Thorax wird im Zusammenhang mit seiner Anatomie besprochen.

Vorausschicken möchte ich noch, daß die deskriptiven Teile der vorliegenden Arbeit absichtlich möglichst kurz gehalten sind; gerade komplizierte anatomische Verhältnisse lassen sich besser im Bild darstellen als mit vielen Worten. Besonders bei der Muskulatur scheint es mir zu genügen, wenn die (physiologisch oder morphologisch) wichtigsten Muskulzüge beschrieben, die weniger wichtigen aber nur mit Stichworten, unter Hinweis auf die Abbildungen aufgezählt werden. Man wird mir wohl die im Interesse der praktischen Brauchbarkeit der Arbeit liegende Kürze nicht zum Vorwurf machen.

I. Literatur.

Die zahlreichen Arbeiten Löws über Psylliden (1873/87 in den Verh. der zool. bot. Ges. Wien) haben in der Hauptsache biologisches und systematisches Interesse und kommen daher für unsere Zwecke kaum in Betracht. Die erste wichtige anatomische Arbeit ist die von WITLACZIL (1885). In dieser Arbeit wird die Morphologie verschiedener Psyllidenarten ausführlich abgehandelt, Kopf und Thorax werden dabei aber, wie das bei insektenanatomischen Arbeiten häufig der Fall war, ziemlich stiefmütterlich behandelt. Besonders gilt das von den Mundwerkzeugen, hier begnügt sich WITLACZIL mit einem Hinweis auf die von ihm früher untersuchten Aphiden, mit denen die Psylliden völlig übereinstimmen sollen.

Nach WITLACZIL hat sich sehr lange Zeit kein Morphologe mehr um die Psylliden bekümmert, erst 1910 hat STOUGH eine das ganze Skelett umfassende Bearbeitung einer Psyllide, der *Pachypsylla celtidis-Mamma* geliefert (amerikanische Art). Diese Arbeit ist schon von seiten verschiedener amerikanischer Autoren abgelehnt worden, sie ist in der Tat zu unexakt und, soweit sie vergleichend ist, zu oberflächlich, um als Quelle in Betracht kommen zu können. Leider hat QUAINANCE, der verdiente amerikanische Aleurodidenforscher, STOUGHs Arbeit zum Teil als Grundlage für seine Vergleiche zwischen den Aleurodiden und den Psylliden gewählt, eine Revision seiner Schlüsse scheint mir schon aus diesem Grunde unvermeidlich.

Sehr wertvoll ist die zur Hauptsache systematische Arbeit von CRAWFORD (1914), deren morphologischer Teil sich zwar ebenfalls ausschließlich auf das Skelett beschränkt, aber, indem er morphologische Daten aus einer großen Zahl von Formen bringt, eine gute Vergleichsgrundlage bildet. Besonders für das Verständnis der Thoraxmorphologie ist CRAW-

FORDS Arbeit unentbehrlich, weil sie gute Abbildungen vom Thorax der sehr primitiven indischen *Apsylla cistellata* gibt.

Die Arbeit von BRITTAIN über „*Psyllia mali*“ (1923) enthält, was das Skelett betrifft, gegenüber CRAWFORD nichts wesentlich Neues, korrigiert aber die vielfach irreführenden Bezeichnungen STOUGHs und ergänzt WITLACZILS Angaben über die innere Anatomie, allerdings ohne Berücksichtigung der Muskulatur. MINKIEWICZ (1924) beschränkt sich wieder ganz auf das Skelett, ohne viel Neues zu dessen Kenntnis beizutragen.

Die beiden Arbeiten von GROVE (1919) und von BROCHER (1925) behandeln nur den Kopf. GROVE untersucht die Mundteile der Imago und ihre Funktion, BROCHER die der Larve. Eine ausführliche Auseinandersetzung mit diesen beiden gedankenreichen Arbeiten habe ich bereits in meiner Arbeit „Zur vergleichenden Physiologie der Saugorgane der Hemipteren“ gebracht und ebendort meine eigenen, die Funktion der Mundwerkzeuge betreffenden Ansichten niedergelegt (1928).

Was die Entwicklung betrifft, so sind die Angaben sehr spärlich und beschränken sich auf beiläufige Erwähnungen (z. B. BÖRNER, HANDLIRSCH) oder auf kurze Beschreibungen und Abbildungen der Larvenstadien (z. B. AWATI). Angaben über die inneren Vorgänge bei der Metamorphose fehlen völlig.

Es bestehen demnach in unserem Wissen um die Psylliden folgende Lücken, deren Ausfüllung, soweit sie möglich ist, das Ziel der vorliegenden Arbeit bilden soll:

1. Eingehende Untersuchung und klare Abbildung des Kopf-Thoraxkomplexes, Nachprüfung der Bezeichnungen, die die seitherigen Autoren den einzelnen Teilen gaben, vom *vergleichend morphologischen* Standpunkt aus und unter Berücksichtigung der Muskulatur, die noch so gut wie unbekannt ist. Zugleich als Grundlage für systematische und phylogenetische Betrachtungen.

2. Klarstellung der gerade für die Psylliden spezifischen *Entwicklungsvorgänge*, wiederum unter Berücksichtigung der Muskulatur.

3. Klarstellung der anatomischen Beziehungen zwischen den Organen der Kopf-Thoraxpartie, als Grundlage für *physiologische Betrachtungen*. Auch hier kommen wieder in erster Linie die Beziehungen zwischen Skelett und Muskulatur in Betracht, wobei *Änderungen der Funktion im Laufe der Entwicklung* von besonderem Interesse sind. Im ganzen handelt es sich also um eine *morphogenetische Untersuchung unter Einbeziehung physiologischer Gesichtspunkte*.

II. Material und Technik.

Das Material zu vorliegender Arbeit, aus Larven und Imagines von *Psylla mali*, *Psylla pyrisuga*, *Psylla buxi* und *Trioza urticae* bestehend, wurde zum größten Teil in der Umgebung Bonns gesammelt.

Einen anderen Teil verdanke ich Herrn Regierungsrat Dr. SPEYER in Stade, dem ich an dieser Stelle für sein liebenswürdiges Entgegenkommen bestens danken möchte.

Die Larven wurden vielfach frisch untersucht, die Beobachtungen am lebenden Tier sind a. a. O. niedergelegt. (Z. vergl. Physiol. 8, 145ff., 1928.)

Zur Fixierung wurde teilweise einfach Alkohol verwendet, teilweise CARNOYS oder GILSONS Flüssigkeit, letztere heiß.

Die Untersuchungen am *Skelett* sind an mit Lauge geätztem Alkoholmaterial angestellt, die nötigen Präparationen wurden unter dem Binokular ausgeführt, worauf die Objekte zu Glycerin- oder Balsampräparaten verarbeitet und unter dem Mikroskop mit apochromatischer Optik weiter untersucht wurden. Auch die *Muskulatur* wurde zunächst freihändig unter dem Binokular präpariert, nach der in meiner Arbeit über *Aphis* beschriebenen Technik. Die Muskulatur der Larve konnte zum Teil schon ohne Präparation am Kanadabalsampräparat untersucht werden.

Dazu kamen Schnittserien (Paraffin) durch die Tiere, die auch zur Klärung des feineren Baues und der Entwicklung des Skeletts unentbehrlich waren. Sie wurden 5 oder 10 μ dick und in den drei üblichen Richtungen ausgeführt. Boraxkarmin-Pikroindigkarminfärbung und Hämatoxylineosin bewährten sich gut, erstere war vor allem brauchbar zur Färbung des Chitins und zur Unterscheidung der Muskeln von anderen Geweben, letztere zur Differenzierung der typischen und atypischen Muskeln der Larve.

Die *Zeichnungen* sind mit dem ABBESchen Zeichenapparat hergestellt und so wenig wie möglich schematisiert.

Was die angewandte Nomenklatur betrifft, so folge ich, soweit möglich, meiner früheren Arbeit über den Thorax und über den Kopf der Aphiden. Genauere Angaben über meine Thoraxnomenklatur finden sich in meinen Arbeiten über das Grundschema des Pterygotenthorax (1924) und über die Sternopleuralregion der Lepidopteren.

Die Bezeichnungen dorsal, ventral, vorn und hinten, werden rein deskriptiv gebraucht.

III. Der Kopf.

Die Anatomie des Psyllidenkopfes kann nur verständlich gemacht werden, wenn man sie vergleichend betrachtet. Die dadurch nötig werdende Übersicht über den Kopfbau der Hemipteren überhaupt soll die Einleitung zum Kapitel über den Kopf bilden.

Die Mundwerkzeuge der Hemipteren haben dreierlei Aufgaben zu erfüllen: das Stechen, die Zuleitung des Speichels und das Saugen. Das Stechen fällt ausschließlich den Mundgliedmaßen zu, an den beiden anderen Funktionen sind außerdem noch die oralen Teile des Darms und des Speichelgangs aktiv beteiligt. Die ursprünglichen Mundgliedmaßen,

die Mandibeln und die zwei Maxillenpaare, sind weitgehend umgebildet und formen zusammen den Saugrüssel, das „Rostrum“ der Hemipterologen. Am Rostrum ist in der Ruhelage von außen allein das Labium sichtbar, das aus einer paarigen Anlage zur gegliederten unpaaren Stechborstenscheide wird und das aus 2 Paaren von Borsten bestehende Stechborstenbündel in seinem Inneren enthält. Die 4 Stechborsten treten, schon zum Bündel vereint, aus dem Mund in das Labium, sie bilden zusammen 2 Kanäle, den Nahrungskanal und den Speichelkanal, die die einzige Verbindung der Mundhöhle mit der Außenwelt darstellen. Die um die Mundhöhle liegenden Teile des Kopfs bilden also ein geschlossenes Ganze, sind aber nicht miteinander verwachsen, sondern legen sich nur sehr fest zusammen.

Wenn man sich über die morphologischen Zusammenhänge klar werden will, muß man sowohl diese Teile wie auch die Stechborsten und das Labium voneinander in ihren distalen Teilen trennen und lernt sie dann als mehr oder minder ausgeprägte, paarige und unpaare, rings um den Mund geordnete Anhänge des Kopfs verstehen.

Die in Abb. 1 gezeigten Schemata sind so entstanden und sollen uns in die vermutliche Entwicklung des Hemipterenkopfs einführen. Abb. 1a zeigt das Grundschema des Hemipterenkopfes, das die rezenten Wanzen noch, mit einigen Ausnahmen (z. B. *Corixidae*, *Aradidae*) verkörpern. Am besten sind die ursprünglichen Merkmale an den primär räuberisch lebenden Wanzen, den Reduviiden z. B. zu erkennen. Das wesentliche Merkmal dieses Grundschemas ist in der Stellung des Labiums zu erblicken. Dieses zeigt wagrecht nach vorn; wenn es, wie bei den Reduviiden, in der Ruhelage nach hinten gebogen wird, so erfolgt die Biegung zwischen dem 2. und 3. Glied des Labiums. (Das 1. Glied ist bei den Reduviiden allerdings bis zur Unkenntlichkeit reduziert.)

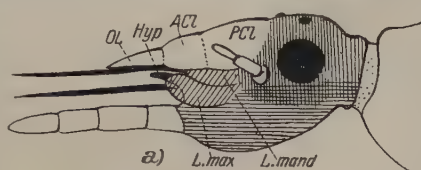
Der Kopf ist deutlich prognath, das Hinterhaupt bildet einen geschlossenen Ring, hinter der Artikulationsstelle des Labiums ist eine ausgedehnte, dem Kopfdach annähernd gleiche Gula entwickelt (wagrecht schraffiert). Diese Gula fehlt auch bei den Wanzen nicht, bei denen, wohl im Zusammenhang mit dem Übergang zu pflanzlicher Kost, das Labium weiter ventralwärts verlagert ist und in der Saugstellung senkrecht zur Längsachse des Kopfes steht (z. B. Pentatomiden exkl. Aso-piden).

Sämtliche Wanzen besitzen also eine geschlossene chitinöse Kopfkapsel und daß diese ein für die Ordnung der Hemipteren überhaupt ursprüngliches Merkmal ist, zeigt einwandfrei das permische Urhemipteron *Eugereon Böckingi* DOHRN. Dieses, wahrscheinlich (nach HANDLIRSCH) räuberisch lebende Insekt hat außerdem ein nach vorn gerichtetes (noch paariges) Labium und zwingt uns, wenn wir nicht eine diphyletische Entstehung der Hemipteren annehmen wollen, zu einer Zurückführung auch

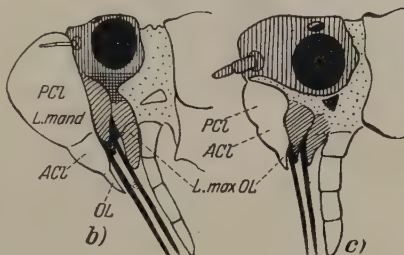
der Homopteren auf Formen mit geschlossener Kopfkapsel. Es zeigt sich also, daß der Wanzenkopf, speziell der Kopf der Reduviiden, wenigstens in großen Zügen das ursprünglichste Bild gibt und er kann daher als Grundlage der vergleichenden Betrachtungen verwertet werden.

Der Gula entspricht dorsal das Kopfdach. Dieses ist aber nicht einheitlich wie jene, sondern zerfällt in mehrere Abschnitte. Der hinterste, senkrecht schraffierte Abschnitt trägt die Augen und die Antennen und soll als *Epicranium* bezeichnet werden. In ihm sind, mehr oder weniger deutlich unterscheidbar, die Teile enthalten, die man bei primitiveren Insektenköpfen *Frons* und *Vertex* zu nennen pflegt, möglicherweise enthält es auch noch Teile der *Gena*. Den Übergang zwischen *Epicranium* und Gula bildet die *Postgena*.

Die bisher genannten Teile bilden zusammen die Kopfkapsel. Diese trägt an ihrem Vorderende 6 von außen deutlich sichtbare Fortsätze. Einer davon, das aus den zweiten Maxillen entstandene Labium, wurde oben bereits erwähnt. Unpaar wie das Labium und ihm in der Lage gerade entgegengesetzt ist das dorsale, über dem Mund gelegene *Clypeolabrum*. Dieses besteht aus drei hintereinander liegenden Teilen. Die beiden distalen, das *Labrum* und der *Anteclypeus* (*OL* + *ACL*) sind deutlich als kegelförmiger Fortsatz zu erkennen. Der dritte Teil dagegen, der *Postclypeus* (*PCL*) geht in seinem hinteren Abschnitt in das *Epicranium* über und bildet so noch einen Teil des Kopfdachs.

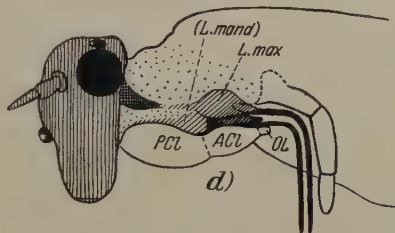


a) L.max L.mand
Grundschema (Heteroptera).

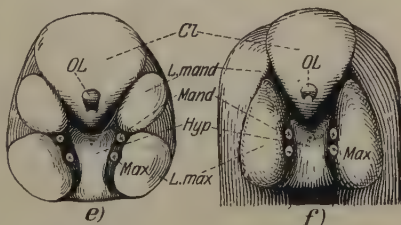


b) Cicadinae.

c) Aphididae.



d) Psyllidae.



e) Grundschema.

f) Psylla.

Abb. 1. a, b, c, d Schematische Seitenansichten des Kopfes. Senkrecht schraffiert = *Epicranium*, waagrecht schraffiert = Gula, schief schraffiert = *Laminae*, weiß = *Clypeolabrum* und *Labium*, schwarz = *Stechborsten* und *Augen*. e, f Grundrisse des Vorderkopfes.

An die ventrale Wand des Clypeolabrum legt sich, ohne aber dessen Spitze zu erreichen, jederseits ein stumpfer Fortsatz, der, aus der Hauptmasse der Gena gebildet, in seinem Inneren die Basis für die mandibularen Stechborsten bildet (schief schraffiert). Der gebräuchliche Name für diese Fortsätze ist *Laminae mandibulares*. An ihrem Ventralrand legen sich jederseits die paarigen, längeren *Laminae maxillares*, die aus dem Stammstück der ersten Maxille und einem Teil der Postgena gebildet, die Basis der maxillaren Stechborsten bilden, die ihrerseits der Lacinia der ersten Maxille entsprechen.

Die Mundhöhle wird von der Innenwand des Clypeolabrum, den Innenwänden der Laminae und von einem von außen nicht sichtbaren unpaaren postoralen Fortsatz, dem *Hypopharynx* gebildet.

Dadurch, daß sich das Clypeolabrum, die Laminae und der Hypopharynx eng zusammenschließen, kommt ein schnabelförmiges Gebilde zustande, das als Vorderkopf bezeichnet wird und an dessen Spitze die in der Mundhöhle zum Bündel sich vereinigenden, mit ihrer Basis tief in den Kopf eingesenkten Stechborsten heraustreten.

Charakteristisch für den Wanzenkopf ist die Tatsache, daß der Vorderkopf an seiner Basis nicht scharf von der Kopfkapsel abgesetzt ist, vielmehr allmählich in diese übergeht. Nicht einmal die Grenze zwischen Postclypeus und Epicranium pflegt ganz scharf zu sein und nur das Labium ist deutlich von der Hauptmasse des Kopfes abgegliedert.

Ganz anders verhalten sich sämtliche *Homopteren*. Wohl kann man bei ihnen die beim Wanzenkopf genannten Teile wiederfinden, ihre gegenseitigen Lagebeziehungen sind aber mehr oder weniger verändert. Eins fällt zuerst auf: eine Gula gibt es bei den Homopteren nicht, der Hinterand des Labiums grenzt direkt an das Prosternum; der Hinterhaupt-ring ist also aufgelöst, die Kopfkapsel nicht mehr geschlossen. Daß wir darin nicht etwa ein ursprüngliches Verhalten sehen können, beweist uns *Eugereon* (siehe oben).

Zu dieser Auflösung des Hinterhaupts kommt noch ein weiteres: Während bei den Wanzen das Epicranium annähernd in einer Ebene mit dem Clypeolabrum liegt, sind die beiden Regionen bei den Homopteren gegeneinander gewinkelt, der Kopf ist hypognath. Bei den Cicadinen (Abb. 1b) bildet der Clypeus, der sehr mächtig entwickelt ist, noch einen Teil des Kopfdachs, bei den Aphiden (Abb. 1c) und ebenso bei den Aleurodiden wird das Kopfdach ausschließlich vom Epicranium geformt, das Clypeolabrum ist auf die Vorderfront des Kopfes beschränkt. Bei den Psylliden dagegen (Abb. 1d) und ebenso bei den Larven und ♀ der Cocciden ist das Clypeolabrum ganz auf die Ventralseite gewandert und liegt hier wieder horizontal, das Epicranium bildet den ganzen vorderen Teil des Kopfes. Mit dem Clypeolabrum wandert der ganze Vorderkopf, die Mundöffnung und das Labium. Öffnet sich beim Grundschema der

Mund nach vorn, so öffnet er sich bei den Cicadinen, den Aleurodiden und Aphiden nach der Ventralseite, bei den Cocciden und den Psylliden gar nach hinten. Dasselbe gilt von der Richtung der Stechborsten und der Längsachse des Labiums, die beim Grundschemata der Längsachse des Körpers entspricht. Bei den Cocciden und den Psylliden müssen, da die Borsten senkrecht zur Unterlage zu arbeiten haben, das Labium wie auch das Borstenbündel eine rechtwinklige Knickung nahe der Basis erfahren, da ihre Spitzen durch die Verlagerung des Vorderkopfs nach hinten gerichtet sind (siehe Abb. 1d).

Mit dieser Verlagerung geht Hand in Hand eine zunehmende scharfe Trennung von Epicranium und Vorderkopf. Während bei den Cicaden noch, ähnlich wie beim Grundschemata, ein allmählicher Übergang zwischen den Laminae und dem Epicranium statthat, sind beide bei *Aphis* völlig getrennt, nur ein kleines Sklerit ist als Rest der postgenalen Verbindungsbrücke zwischen Epicranium und Lamina maxillaris vorhanden. Ein solcher Rest findet sich auch bei *Psylla* als zungenförmiger Anhang des Epicraniums, im übrigen ist auch hier die Trennung von Epicranium und Vorderkopf vollständig.

Statt der ursprünglichen geschlossenen Kopfkapsel hat also *Psylla* einen Kopf, der aus zwei, nur durch Membranen verbundenen, hintereinander gelegenen Teilen, dem Epicranium und dem Vorderkopf mit dem Labium besteht. Die ursprüngliche Dorsalfläche des Kopfes ist größtenteils auf die Ventralseite gerückt, der Mund zeigt nach hinten statt nach vorn und von einem Hinterhaupttring ist keine Spur mehr vorhanden.

Wir gehen wohl nicht fehl, wenn wir die oben gekennzeichnete Entwicklung in Zusammenhang bringen mit den immer enger werdenden Beziehungen der Homopteren zur Pflanze. Die Umbiegung des Vorderkopfs, die schließlich in seiner Verlagerung auf die Ventralseite gipfelt, ergibt erst die Unterbringungsmöglichkeiten für die bei den Psylliden oder gar den Cocciden stark verlängerten Stechborsten und diese Verlängerung der Stechborsten ermöglicht wiederum jenen typischen Pflanzenparasiten ihre mehr oder weniger festsitzende Lebensweise (siehe WEBER 1928).

Daß der von den Homopteren eingeschlagene Weg nicht der einzig mögliche ist, der zum Ziel der Stechborstenverlängerung führt, zeigen die Aradiden, die ihre enorm langen Stechborsten spiralig aufgerollt in der Mundhöhle unterbringen, ohne daß der Vorderkopf verlagert oder der Zusammenhang der Kopfkapsel gestört ist. Die Corixiden wiederum zeigen, daß eine fast so weit wie bei den Psylliden gehende Verlagerung der Mundöffnung auch bei Hemipteren mit ganz kurzen Stechborsten möglich ist. Mit anderen Worten: es ginge zu weit, wollte man behaupten, Verlängerung der Stechborsten „bedingte“ Verlagerung des Vorderkopfs oder gar der Übergang zu rein vegetarischer Lebensweise „er-

klärte“ im Sinne der Selektionstheorie die spezifischen Merkmale des Kopfbaues der Homopteren. Trotzdem kann man aber die offensichtlichen Zusammenhänge der genannten Tatsachen registrieren, nur muß vorläufig das Registrieren genügen.

Nicht allzuviel ist es, was wir aus den vorstehenden Betrachtungen bezüglich des Homopterensystems schließen können. Eins scheint sicher: Die Aphiden sind, im Sinne BÖRNER'S, dem Kopfbau nach weniger abgeleitet, „primitiver“ als die Psylliden. Für die Unterordnung der Psylliden und Aleurodiden unter eine Superfamilie spricht aber der Kopfbau keineswegs, denn die Aleurodiden sind, ähnlich wie die Aphiden, in

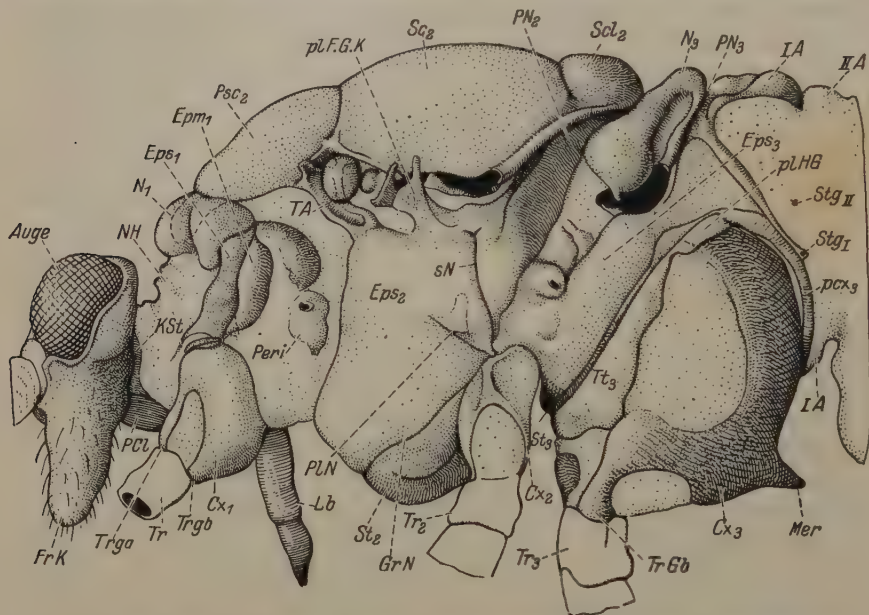


Abb. 2. *Psylla mali* ♀. Kopf und Thorax, von links gesehen. Flügel und Beine entfernt.

diesem Punkt primitiver als die Psylliden. Können wir demnach die Aleurodiden nicht von den Psylliden ableiten, so ist andererseits eine Ableitung der letzteren von den ersteren unmöglich, weil die Entwicklung der Aleurodiden ihr widerspricht. Es bliebe demnach nur die Zurückführung beider Gruppen auf einem gemeinsamen Stamm, der naturgemäß hypothetisch bleiben müßte. Jedoch soll hier gleich erwähnt werden, daß auch der Thorax bei den Aleurodiden und den Psylliden grundlegende Unterschiede aufweist und daß in manchen Eigentümlichkeiten des Thoraxbaues die Aleurodiden sich mindestens ebenso sehr den Aphiden nähern wie den Psylliden. Fürs erste scheint also mehr für HANDLIRSCH'S als für BÖRNER'S Einteilung (siehe S. 60) zu sprechen. Weiter unten wird von diesen Fragen noch weiter die Rede sein (siehe S. 161).

A. Das Epicranium.

Das Epicranium ist bei *Psylla* zu einer allseitig ausgebildeten, nach hinten in einem scheinbaren Hinterhauptsloch sich öffnenden „sekundären Kopfkapsel“ geworden. Es übernimmt aber nur einen Teil der Aufgaben der ursprünglichen Kopfkapsel, denn mit der Nahrungsauf-

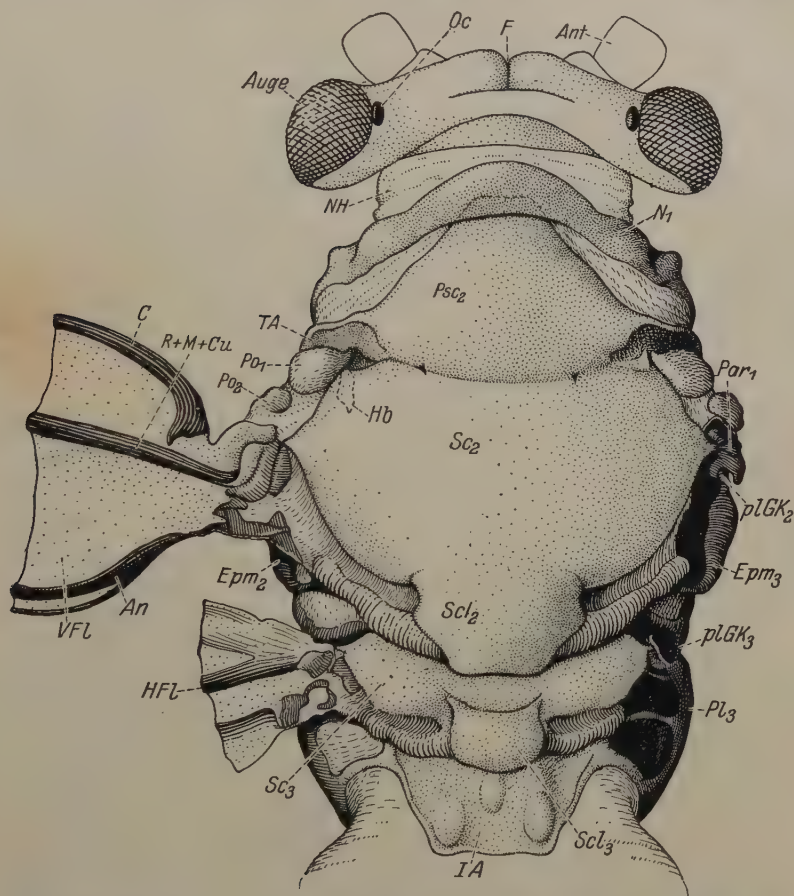


Abb. 3. *Psylla mali* ♀. Kopf und Thorax von der Dorsalseite gesehen; rechts Flügel samt Gelenken entfernt. Gelenkstücke s. Abb. 28.

nahme ist ausschließlich der mit dem Thorax näher verbundene Vorderkopf betraut.

Das Epicranium umhüllt schützend das Cerebralganglion und trägt die von diesem innervierten höheren Sinnesorgane, die Facettenaugen, die Ocellen und die Fühler.

Das ursprünglich flächenhafte Epicranium ist also bei *Psylla* zu einem

räumlichen Gebilde geworden, an dem Dorsal- und Ventralseite, Lateral- und Vorderfläche zu unterscheiden sind.

Die wulstig gewölbte Dorsalfläche wird lateral von den stark konvexen, nierenförmigen Facettenaugen begrenzt. Die Achsen der einzelnen Ommatidien sind teils nach vorn, teils nach der Seite, teils nach oben gerichtet, das Gesichtsfeld ist also groß. Dicht am Dorsalrand der beiden Augen liegt je ein länglichrunder Ocellus (Scheitelocellen). Auf der Dorsalfläche des Epicraniums beginnt eine tiefe, mediane Furche (*F*, Abb. 3, 4), die sich auf die senkrecht abfallende Vorderfläche fortsetzt. Links und rechts von dieser Furche artikulieren dicht unterhalb der Facettenaugen die dicken Basalglieder der Antennen (*Ant*). Auch auf die Ventralfläche des Epicraniums setzt sich die Furche fort, links und rechts von ihr erhebt sich je ein stumpfer, aber ziemlich hoher Kegel. Diese Kegel werden von CRAWFORD und BRITAIN als Genalkegel bezeichnet, ich halte sie, wie nach den obigen vergleichenden Betrachtungen verständlich sein wird, für Abkömmlinge der Stirn und nenne sie deshalb *Frontalkegel* (*FrK*). Zwischen ihren Basen liegt nach vorn und ventralwärts gerichtet, der große, halbkugelige Frontalocellus (*FrOc*, Abb. 4 und 21). Die Seitenflächen des Epicraniums gehen ohne Unterbrechung in die Seitenwände der Frontalkegel über und werden nur in ihrem dorsalen Teil von den Facettenaugen eingenommen. Vom Hinterende der Seitenflächen geht nach hinten und ventralwärts jederseits eine gebogene Spange (*KSt*, Abb. 1, 4), die sich nach der Seitenkante des Vorderkopfs hinzieht. Diese Spangen sind der einzige Rest der ursprünglichen, chitinosen postgenalen Verbindung zwischen dem Epicranium und den Laminae maxillares des Vorderkopfs.

Im Innern des Epicraniums entspricht der medianen Furche *F* eine starke Innenleiste, die sich bis zum Frontalocellus erstreckt und um ihn herum einen Ringwulst bildet. Von diesem Ringwulst (siehe Abb. 4*b*) gehen nach beiden Seiten niedrige, bald verstreichende Leisten, die die Medialseiten der Frontalkegelbasen umranden.

Die hintere Öffnung des Epicraniums ist annähernd kreisförmig, relativ eng und geht rings in Membranen über. Der dorsale Teil dieser Membranen, der ziemlich ausgedehnt und faltbar ist, verbindet als Nackenhaut *NH* das Epicranium mit dem Pronotum *N*₁. Die lateralen Teile gehen zu den Propleuren, ventral ist nur ein sehr schmaler Membranstreifen vorhanden, der zum Vorderkopf (*Postclypeus PCI*) überleitet.

B. Der Vorderkopf.

Der Vorderkopf liegt, wie oben schon erwähnt wurde, auf der Ventralseite, seine Spitze weist nach hinten und schiebt sich zwischen die Vorderhüften (Abb. 4*a*). Seine lateralen Teile sind teils durch die Hüften verdeckt, teils von membranösen Wülsten überwallt, so daß äußerlich sogar

in der Ventralansicht nur die mediane Skleritreihe des Clypeolabrum sichtbar ist.

Wie beim Kopf von *Psylla* überhaupt, kommen wir auch speziell beim Vorderkopf nur durch vergleichende Betrachtung zum Verständnis der verwickelten Bauverhältnisse.

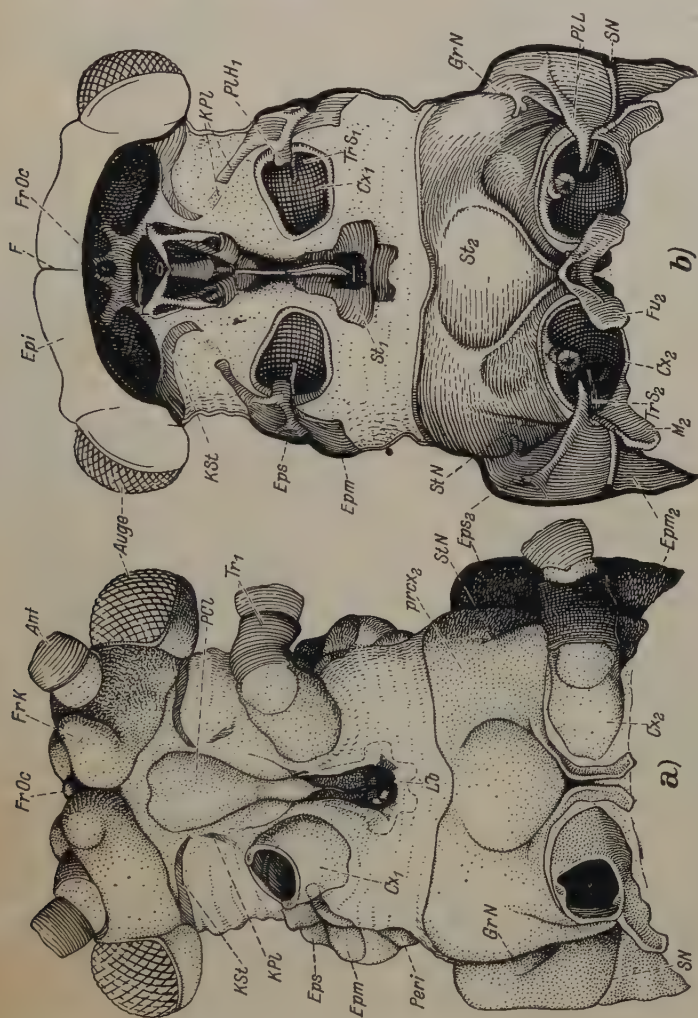


Abb. 4. a Kopf, Pro- und Mesothorax von *Psylla mali* Q. Ventralansicht. Beine teilweise entfernt. b Dorsalansicht der durch einen Horizontalschnitt abgetrennten ventralen Hälfte. Kopf ganz gelassen, aber etwas nach vorn gebogen. Membran punktiert.

Wir gehen von Abb. 1e aus und erinnern uns daran, was oben über die Anordnung der paarigen und unpaaren Anhänge des Mundfelds der Hemipteren gesagt wurde. Für die Psylliden als einzige mir bekannte Ausnahme unter den Hemipteren gilt diese einfache Anordnung, die Abb. 1e im Grundriß zeigt, nicht. Auch von den Cocciden, die in der Lage

des Vorderkopfs den Psylliden sehr ähneln, unterscheiden sich die letzteren in diesem Punkt sehr merklich.

Der Grundriß Abb. 1f zeigt, daß die beiden unpaaren Anhänge Clypeolabrum und Hypopharynx auch bei *Psylla* das Dach, bzw. den Boden des Mundes bilden. Die Seitenwände aber werden von den Laminae maxillares allein gebildet, die die Laminae mandibulares vom Mund und von den mandibularen Stechborsten abriegeln. Dementsprechend sind die Laminae mandibulares reduziert und nur noch durch Verfolgung der Ontogenie sicher als solche feststellbar.

Während meines Wissens bei allen anderen Hemipteren die Basen der Mandibel- wie die der Maxillarborsten durch hebelartige, im Grund der Falten zwischen Laminae mandibulares und maxillares bzw. Laminae maxillares und Hypopharynx gelegene Chitinspangen mit der Kopfwand verbunden sind, fehlt eine solche chitinöse Verbindung den Mandibularborsten von *Psylla* völlig. Ihre Basen enden vielmehr frei in der Kopfhöhle. Das wird verständlich, wenn man sieht, daß die Falte zwischen Laminae mandibulares und maxillares infolge der Ausdehnung der letzteren nach vorn völlig verändert wird und die Lamina mandibularis von der Mandibularborste sich trennt.

Wir haben also bei der Imago von *Psylla* nur mit vier um den Mund gruppierten Anhängen zu rechnen, zu denen noch die vier Stechborsten kommen. Die Laminae mandibulares, obgleich noch nachweisbar, haben für die Abriegelung der Mundhöhle keine Bedeutung mehr.

Als Grundlage des Ganzen soll der Hypopharynx betrachtet werden — er bildet mit seiner ursprünglichen Dorsalwand, die aber infolge der Verlagerung des Vorderkopfs ventral liegt, den Boden der Mundhöhle, der nach innen in den Pharynxboden übergeht. Dem Hypopharynx liegen seitlich die Stechborsten an. Die Maxillarborsten treten an seiner Spitze zusammen und bilden den Nahrungs- und den Speichelkanal; auf ihre Seitenflächen legen sich die mandibularen Borsten und so entsteht das Borstenbündel, das durch die Laminae maxillares sowie das das Dach der Mundhöhle bildende Clypeolabrum zusammengehalten wird. Alle vier Fortsätze enden spitz und bilden zusammen die nach hinten gerichtete schnabelartige Spitze des Vorderkopfs, aus der das Stechborstenbündel austritt, um nach Bildung einer Schleife ins Labium einzudringen.

Nach dieser Übersicht ist es möglich, an die Beschreibung der einzelnen Teile und ihrer Zusammenhänge zu gehen.

1. Das Clypeolabrum.

Eine Übersicht über den Bau des Clypeolabrams gewinnt man am besten aus Abb. 5 b. Die Spitze des ganzen Komplexes bildet die *Oberlippe* (Labrum OL), die sehr klein und dünnwandig ist. An ihrer Ventralseite ist sie nur undeutlich vom Clypeus abgetrennt, dorsal werden



Abb. 5. Imago von *Psylla mali*. a Vorderkopf und Labium samt Prothorax nach Totalpräparat. Seitenansicht. Basis des Labiums und Prothorax median durchgeschnitten, linke Hälfte entfernt. Im übrigen sind die Organe ganz gelassen, aber alle angrenzenden Partien sind entfernt. Nur das Skelett ist dargestellt, Schnittflächen weiß. b Rechte Hälfte des Vorderkopfes von links gesehen. Der Schnitt ist genau median geführt, Muskeln sind eingezeichnet, Schnittflächen weiß. c Dorsalansicht der Spitze des Vorderkopfes, die durch Entfernung der hinten angrenzenden Membranen und Chitinteile freigelegt wurde. d Querschnitt durch das Gelenk zwischen Basalglied und 2. Glied des Labiums. Der ziemlich dicke Schnitt liegt wie der Pfeil in a zeigt. Die auf Abb. a und b hinweisenden Pfeile zeigen die Lage der Querschnitte von Abb. 7, bzw. 10. (Erstere mit a-g, letztere mit 10 a-c bezeichnet.) D = Dorsalseite, V = Ventralseite.

beide Teile durch eine ziemlich dicke Querleiste *QL* voneinander geschieden.

Der *Anteclypeus ACL*, der den Charakter eines rundum geschlossenen Fortsatzes deutlich beibehalten hat, ist, wie aus den Querschnittsbildern Abb. 7 d/g hervorgeht, seitlich kompreß, seine Ventralwand ist ziemlich dünn, seine Dorsalwand, die in das Dach des Pharynx übergeht (Epipharynx) ist dicker. Sie weist median eine Reihe von Löchern auf, die zu den Sinneszellen des epipharyngealen Sinnesorgans gehören (siehe S. 86). Ein noch weiter proximal liegendes Paar von rundlichen Wölbungen soll unter dem Namen „*Mundknöpfe*“ weiter unten besprochen werden. Weiter nach innen geht der Epipharynx in das dünne elastische Dach der Mundpumpe über, an dem die Sehnen von starken Dilatoren angreifen (*m. dil.* Abb. 22).

Die ventral gelegene Außenfläche des Anteclypeus geht in den *Postclypeus (PCL)* über, beide Teile sind durch eine außen als seichte Grube erkennbare flache Innenleiste voneinander getrennt. Die geschweifte Vorderkante (Abb. 6) des Postclypeus ist mit einer kräftigen leistenförmigen Verdickung versehen (*LV*). Diese Leiste setzt sich beiderseits auf die Seitenkanten des Postclypeus fort und endet in der Randleiste der den Postclypeus mit der Mundpumpe verbindenden Seitenwand des Anteclypeus. Diese Randleiste ist der tiefste Teil der den Anteclypeus von der Lamina maxillaris trennenden Falte. Der Postclypeus bildet die Ansatzfläche für die starken Dilatoren der Mundpumpe und ist dementsprechend gewölbt und stark chitiniert.

Was die Entwicklung betrifft, so fehlt bei der Larve die äußere Trennung von Ante- und Postclypeus (siehe Abb. 12), sie entwickelt sich erst bei der letzten Häutung; im übrigen verändert sich der ganze Komplex nicht im geringsten.

2. Die *Laminae mandibulares (L. mand.)*.

Die *Laminae mandibulares*, die bei den anderen Hemipteren eine sehr bedeutende Rolle spielen, sind bei der Imago von *Psylla* nur noch mit Mühe feststellbar. In Abb. 5a erkennt man von ihnen (*L. mand.*) nur eine unbedeutende Hautfalte an der Seite des Postclypeus. Diese Falte geht unmerklich in die großen Wülste (*W*) über, die, wie die Abb. 5/7 zeigen, sich eng an die Seiten des Clypeolabiums legen und nach hinten bis an die Basis des Labiums reichen. Wie Abb. 16 zeigt, sind solche Wülste schon bei der jüngsten Larve vorhanden. Sie sind hier aber, an der Art ihrer Verbindung mit dem Epicranium, sowie an ihren Beziehungen zum Clypeus, den *Laminae maxillares* und dem Hypopharynx (vgl. Abb. 14a) deutlich als die *Laminae mandibulares* selbst zu erkennen, die aber von den Mandibularborsten unabhängig und bis zur Basis des Labium verlängert sind. Bei sämtlichen Larvenstadien haben

die Laminae mandibulares, die sich im Laufe der Entwicklung etwas ändern (s. Abb. 13, 16 und S. 96), die Aufgabe, das in Schleifenform zwischen Mund und Labium frei heraustretende Stechborstenbündel in seiner Lage zu halten, mit dieser Funktion hängt die eigentümliche Umbildung der Laminae mandibulares und somit auch die Loslösung der

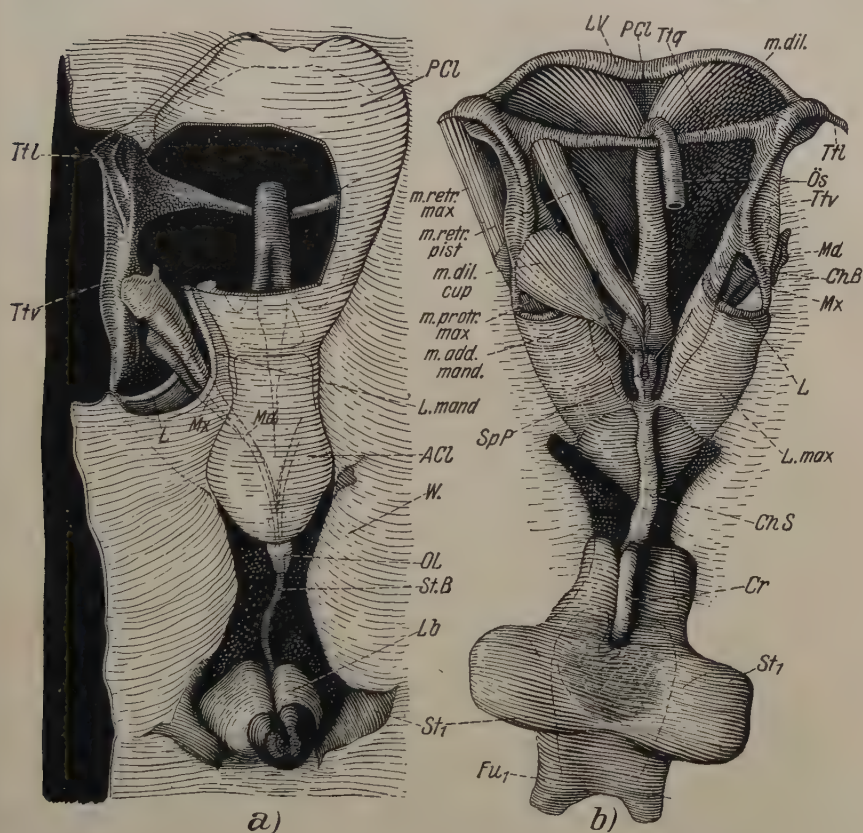


Abb. 6. Imago von *Psylla mali*, Vorderkopf und Labium samt Prosternum. *a*) Ventral-(Außen-)ansicht. Aus dem Postclypeus und den angrenzenden Membranen ist ein Fenster ausgeschnitten, um die inneren Teile zu zeigen. Muskeln entfernt. *b*) Dorsal-(Innen-)ansicht. Muskeln belassen, nur rechts sind die Muskeln der Speichelpumpe und der Stechborsten entfernt. Nach Totalpräparaten.

mandibularen Stechborsten von denselben zusammen. Es ist dies offenbar ein Merkmal, das, von der Larve erworben, sich auch auf die Imago ausgedehnt hat, denn bei letzterer, bei der das Stechborstenbündel nicht ins Freie tritt, werden die Laminae mandibulares wohl wieder kürzer, verschmelzen aber mit den weiter lateral gelegenen Teilen zu den weichen Wülsten (*W*) und nehmen die Verbindung mit den Mandibularborsten nicht mehr auf.

3. Die *Laminae maxillares* (*L. max.*)

Die *Laminae maxillares* sind deutlich als solche erkennbar. Sie legen sich jederseits an den Clypeus, sind aber von der Ventralseite nicht zu sehen, weil sie von den Wülsten (*W*) verdeckt werden (Abb. 6a). Entfernt man diese, wie in Abb. 5a dargestellt, so erkennt man die *Laminae maxillares* als spitz tütenförmige Gebilde. Die Öffnung der beiden Tüten zeigt nach vorn, ihre Spitzen legen sich eng aneinander, weiter proximal trennen sich die beiden aber wieder und zwischen sie legt sich der unpaare Hypopharynx. In der Tiefe der Falten zwischen Hypopharynx und *Laminae maxillares* verläuft jederseits ein gebogener Chitinstab, der den Verbindungshebel zwischen der Basis der Maxillarborste und der Kopfwand bildet (*L*).

Die *Laminae maxillares* von *Psylla* sind der Teil des Vorderkopfs, der am meisten Ähnlichkeit mit dem entsprechenden Gebilde anderer Hemipteren hat. Ihre Entwicklung verläuft ohne merkliche Formänderung.

4. Der *Hypopharynx* (*Hyp*).

Der Hypopharynx drängt sich, wie gesagt, zwischen die beiden *Laminae maxillares*, seine Seitenwände liegen den medialen Teilen der *Laminae* eng an, seine Ventralwand bildet den Boden der Mundhöhle, nach hinten ist er durch eine dicke Wand abgeschlossen, diese geht, indem sie umbiegt, in einen starken Chitinstab (*ChS*) über, der, beiderseits von Membran umgeben zu der Crumena (*Cr*) überleitet. Nach vorn geht von den Seitenflächen des Hypopharynx jederseits ein flaches, sehnensartiges Chitinband (*ChB*) zum ventralen Arm des Tentoriums (*Ttv*, siehe unten).

Die hier geschilderten verwickelten Beziehungen, die sich kaum ausreichend in Worten ausdrücken lassen, werden vielleicht besser verständlich, wenn man die Abb. 5 und 6 mit den Querschnitten Abb. 7 vergleicht.

Man vermag dann vom Hypopharynx folgendes vereinfachte Bild zu gewinnen: Auf einem senkrecht stehenden Boden von etwa rechteckigem Umriß, der in Abb. 7 g flach getroffen ist, erhebt sich die Speichelpumpe *SpP*, deren Ausführgang auf der nadelfeinen Spitze eines nach hinten gerichteten terminalen Fortsatzes des Hypopharynx mündet. Die dorsale Kante des Bodens leitet zum Labium über, auf den drei anderen Kanten erheben sich die Seitenflächen bzw. die Ventralfläche des Hypopharynx. Die Ventralfläche geht in den dicken Boden der Mundpumpe über, die Seitenflächen reichen bis zu dem Hebel *L*, der die Basis der Maxillarborste mit der Kopfwand verbindet, biegen um und gehen in die Medialflächen der *Laminae maxillares* über. Nur ein schmaler Teil der Seitenflächen verlängert sich über den Hebel hinaus und verbindet den

Hypopharynx mit dem Tentorium. Nach oben und vorn ist der Hypopharynx offen.

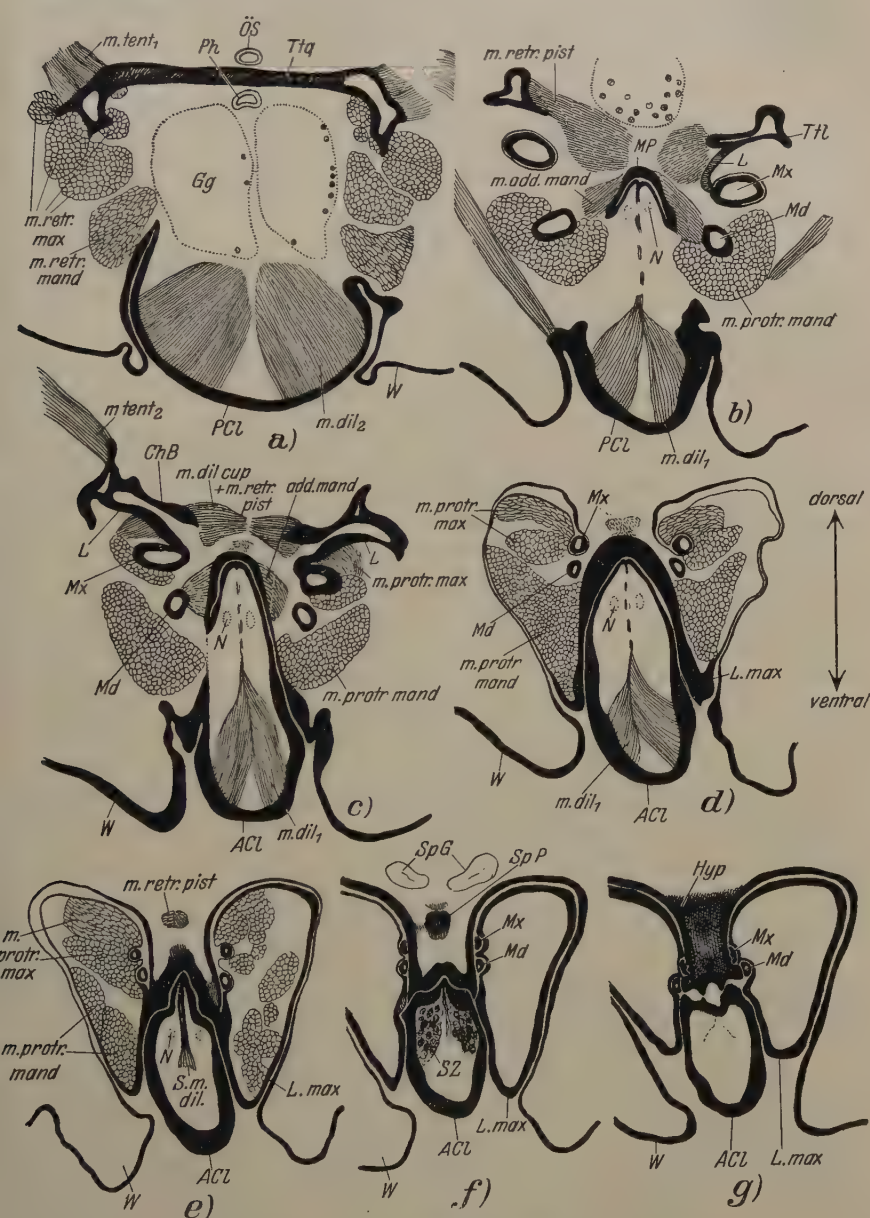


Abb. 7. a-g Imago von *Psylla*. Querschnitte durch den Vorderkopf, deren Lage in Abb. 5 a durch Pfeile angedeutet ist. Chitin schwarz, quer getroffene Muskeln gefeldert, längs getroffene schraffiert, nervöse Organe mit punktiertem Umriss.

Er ist bedeutsam als Boden der Mundhöhle, als Träger der Speichelpumpe und Zuleitungsapparat des Speichels. Außerdem bildet er mit seinen Seitenflächen die Gleitbahnen für die Stechborsten, die sich zwischen ihm und die *Laminae maxillares* eindrängen.

5. Das Tentorium.

Alle bisher geschilderten Teile werden durch ein Innenskelettgebilde verbunden, das ich für ein Homologon des Tentoriums der übrigen Insekten halte und daher als solches bezeichne. Es ist dies ein Gerüst aus einem unpaaren und vier paarigen Hohlstäben.

Der unpaare *Querarm* (*Ttq*) ist röhrenförmig, dünnwandig, verbindet die paarigen Teile des Tentoriums und bildet die Stütze des Pharynx.

Die paarigen *Dorsalarms* *Ttd*, die fester sind als die Querarme, und etwa T-förmigen Querschnitt haben, stehen annähernd senkrecht auf den Enden der Vorderkante des Postclypeus, ihre dorsalen Enden sind durch den Querarm miteinander verbunden.

Die beiden paarigen *Ventralarme*¹ des Tentoriums (*Ttw*) bilden die rechtwinklig nach hinten umgebogene Fortsetzung der Dorsalarms. Sie sind medialwärts flügelartig verbreitert und laufen hier in die Chitinbänder *ChB* aus, die zum Hypopharynx führen. Weiter hinten werden sie dünn und drehrund, sie enden an dem am weitesten dorsal gelegenen Teil der Falten, die den Hypopharynx von den *Laminae maxillaris* trennen.

Das Tentorium bildet also im ganzen betrachtet ein vierbeiniges, bockartiges Gestell. Je zwei Beine sind rechtwinklig aneinandergefügt, die Spitzen der beiden Winkel, von denen nach den Seiten noch je ein kurzer *Lateralarm* (*Ttl*) ausgeht, sind durch einen Querbalken verbunden. Das Gestell vereinigt das Clypeolabrum fest mit dem aus den *Laminae maxillares* und dem Hypopharynx zusammengesetzten Komplex und liefert die Ansatzflächen für die Retraktoren der Stechborsten sowie die Muskeln der Speichelpumpe.

6. Die Stechborsten.

a) Die *mandibularen Stechborsten* sind den Mandibeln anderer Insekten homolog. Ihre Basen sind tief in den Vorderkopf eingesenkt und stehen, im Gegensatz zu denen aller anderen Hemipteren, nicht in chitinoser Verbindung mit der Kopfwand.

Die hohle drehrunde Basis der Borste, deren Form aus den Abb. 5 und 6 hervorgeht, dient den die Borste bewegendenden Muskeln als Ansatzfläche. Für die Retraktoren ist ein besonderes sehnenartiges Apodem vorhanden (Abb. 5 a, *Se*). Die Basis geht ganz allmählich in den sehr englumigen, distalen Teil der Borste über, der annähernd halbmondförmigen Querschnitt hat. Aus den Abb. 7 und 8, die die Borsten im

¹ Bezeichnung wie bei *Aphis*, daher nicht der wirklichen Lage entsprechend.

Querschnitt zeigen, geht hervor, wie dieser Übergang sich vollzieht. Noch weiter distal wird der Querschnitt der Borste sichelförmig, sie umfaßt hier die Maxillarborste. Am Ende ist die Borste zugespitzt und mit einigen widerhakenartigen Zähnen versehen, die beim Bohren wie Sägezähne wirken.

b) Verwickelter ist der Bau der *maxillaren Stechborste*; ihre Basis ist durch einen gebogenen, in der Falte zwischen Hypopharynx und Laminae maxillaris gelegenen Chitinhebel *L*, der eine leistenartige Verdickung der Medialwand der Lamina maxillaris darstellt, mit der Basis des ventralen Arms des Tentoriums verbunden (siehe Abb. 6 *a* und *b*, Abb. 7 *b* und *c*). Wie Abb. 5 zeigt, läuft die Basis der Borste zipfelförmig aus und ist etwas schwächer chitinisiert als die der Mandibularborste. Sie ist hohl wie diese und geht ganz allmählich in den *soliden* distalen Teil über, der sehr lang, bandartig flach und am Ende nadelfein zugespitzt ist. Die Medialfläche des distalen Teils trägt zwei parallele Längsrinnen, deren größere die ventrale (vordere) ist. Beide Borsten des Paares legen sich mit diesen Medialflächen in der Medianebene so zusammen, daß die beiderseitigen Rinnen sich zu einem kleineren dorsalen und einem größeren ventralen Kanal aneinanderschließen (Speichelkanal *SpG* und Nahrungskanal *NG*).

Auf die Lateralflächen der so entstandenen Doppelröhre legen sich die Medialflächen der Mandibularborsten, so daß schon innerhalb des Vorderkopfes ein im Querschnitt annähernd kreisförmiges *Stechborstenbündel* (*StB*) entsteht, das dadurch völlig geschlossen wird, daß im freien Teil des Bündels die Maxillarborsten miteinander verfalzt sind, die Mandibularborsten aber mit ihren Rändern die Maxillarborsten so umfassen, daß beide nur in der Längsrichtung gegeneinander beweglich sind¹. Innerhalb des Vorderkopfes aber werden die Borsten (siehe S. 86) von den sie umgebenden Teilen (Hypopharynx, Clypeolabrum, Laminae maxillares) in ihrer Lage gehalten, so daß sie nur gleitender Bewegungen in ihrer Längsrichtung fähig sind. Ein Ausbrechen aus ihrer vorgezeichneten Bahn ist ihnen unmöglich. Außerhalb des Vorderkopfes übernimmt das Labium die Führung des Bündels.

Gehen wir nun, um das Bild geschlossen zu machen, vom distalen Teil des Borstenbündels proximalwärts ins Innere des Vorderkopfes und verfolgen zunächst den Nahrungskanal *NG*, so sehen wir, daß dieser sich an der Stelle, wo die maxillaren Stechborsten auseinander treten, in die Mundhöhle öffnet. Der Speichelkanal öffnet sich aber hier nicht, denn in ihn schiebt sich die nadelfeine Spitze des Hypopharynx, die distale Fortsetzung des Mundhöhlenbodens, und riegelt so den Speichelkanal völlig von der Mundhöhle ab (siehe Abb. 9 und Seite 87).

¹ Über die Bedeutung dieser Beweglichkeit und die Funktion der Stechborsten, siehe meine Arbeit über den Saugvorgang bei den Hemipteren.

Noch weiter proximal treten die Borsten völlig auseinander und bilden nun zusammen die vier Kanten einer Pyramide. Ihre Medialflächen gleiten zunächst auf den Seitenflächen des Hypopharynx, noch weiter distal werden die Borsten drehrund und enden frei in der Höhle des Vorderkopfs.

In die Höhlungen der chitinösen Basen der Borsten senken sich die „retortenförmigen Organe“ hinein, die innerviert sind und die für die Steuerung der Borsten wesentlichen taktilen Reize zu rezipieren vermögen (siehe WEBER 1928).

Die Stechborsten verändern sich im Lauf der ontogenetischen Entwicklung nicht. Aus der Tatsache, daß die langen distalen Teile der Borsten keine Weichteile enthalten, also nur aus totem Chitin bestehen, geht aber schon hervor, daß die Bildung der neuen Borsten des jeweils folgenden Häutungsstadiums keinen einfachen Häutungsvorgang darstellen kann. Vielmehr werden die neuen Borsten von dem retortenförmigen Organ lange vor der Häutung vorgebildet und rücken bei der Häutung an Stelle der alten. Diesen Vorgang hat schon BUGNION bei den Heteropteren, SNODGRASS bei *Cicada* in großen Zügen beschrieben, weiter unten wird er auf Grund eigener Beobachtungen an *Psylla* ausführlicher besprochen werden (siehe S. 97/8 und Abb. 15).

Hier ist zunächst festzuhalten, daß die retortenförmigen Organe funktionell den Imaginalscheiben der holometabolen Insekten entsprechen, daß also auch bei Hemimetabolen eine Neubildung einzelner Organe in besonderen Anlagen vorkommt.

7. Die Speichelpumpe.

Die Speichelpumpe erhebt sich, wie oben schon erwähnt wurde, auf dem durch die Umlagerung des Vorderkopfs annähernd senkrecht gestellten Boden des Hypopharynx. Sie besteht, wie die Abb. 5, 6 und 9 zeigen, aus einem kräftigen, zylindrischen Chitinsockel, auf dem sich die hohle, becherförmige, seitlich komprimierte *Cupula* erhebt. In der Dorsalansicht erkennt man (Abb. 6 b), daß die Seitenwände der Cupula dicker sind als die Ventral- und Dorsalwand. Am dicksten sind die apikalen Teile der Seitenwand, in der Nähe des Sockels wird sie dünner, bei der Dorsal- und Ventralwand ist es, wie Abb. 9 zeigt, gerade umgekehrt. Von der dicksten Stelle der Seitenwand (in Abb. 9 mit einem Kreischen bezeichnet) geht nach vorn und seitwärts jederseits eine starke Chitinsehne, an der, wie Abb. 6 b zeigt, der kräftige M. dilatator cupulae angreift (*m.dil.cup*). In die enge Höhlung der Cupula senkt sich die wie ein Handschuhfinger eingestülpte Decke des ganzen Gebildes hinein. Der seitlich kompressen Form der Cupula entsprechend, bilden die Wände dieses Handschuhfingers eine flache Falte, sie berühren sich in der Medianebene. So ist der Hohlraum der Cupula von einem elastischen, häutigen

„Pistill“ *P* in der Ruhelage vollständig ausgefüllt. Am dorsalen Teil des Übergangs zwischen Cupula und Pistill mündet, zwischen die dicken Seitenteile der Cupula sich eindringend, der von den Speicheldrüsen herkommende Speichelgang (*Sp G'*) in den Raum zwischen Cupula und Pistill. In der Ruhelage pressen die Seitenwände der Cupula infolge ihrer eigenen Elastizität die Mündung des Speichelgangs zusammen, verbieten also dem Speichel den Eintritt in die Pumpe.

Das Pistill kann durch den Zug eines Muskelpaars (*m.retr.pist*), das auf dem ventralen Teil des Apex der Pumpe vermittelt einer starken Sehne angreift, gehoben werden. Dadurch wird die auf dem Boden der Cupula gelegene Mündung des sehr englumigen Pumpenkanals *Pk* frei, der den Sockel durchsetzt und auf der Spitze des Hypopharynx endet. In der Ruhelage verdeckt das Pistill die Mündung, es wirkt also als Ventil, der Weg in den Pumpenkanal kann willkürlich durch Kontraktion des *M. retr. pist.* freigelegt werden, erst dann vermag der Speichel in den Pumpenkanal einzudringen und aus dessen Endigung auf der Hypopharynxspitze in den Speichelkanal des Borstenbündels zu fließen (Abb. 9).

Im Bau entspricht dem allen nach die Speichelpumpe von *Psylla* der der anderen Hemipteren. Daß sie der Funktion nach eine Sonderstellung einnimmt, kann erst weiter unten nach Besprechung der Muskulatur gezeigt werden.

8. Der Pharynx (mit Mundpumpe).

In meiner Arbeit über *Aphis* habe ich, im Anschluß an SNODGRASS Mundpumpe und Pharynx unterschieden, unter Hinweis auf die Unsicherheit der Deutung und unserer Kenntnisse von der Pharynxmorphologie überhaupt. SNODGRASS geht von einer Definition des Pharynx aus, die von BURGESS stammt und den Pharynx als den Teil des Vorderdarms bezeichnet, der mit der Körperwand durch besondere Muskeln verbunden ist. SNODGRASS schließt aber die von der Oberlippe und dem Clypeus kommenden Muskeln aus und kommt daher zu dem Ergebnis, daß der Pharynx bei *Cicada* sehr kurz, die Mundpumpe nicht zum Pharynx zu rechnen ist.

Im Gegensatz zu SNODGRASS deutet EIDMANN (1925) BURGESS' Definition so, daß auch der Teil des Vorderdarms zum Pharynx zu rechnen ist, an dem die vom Clypeus kommende Muskulatur angreift. Die Muskulatur der Oberlippe rechnet er nicht zum Pharynx.

Dieser Unterschied in der Deutung der Pharynxmuskulatur hat bei den kauenden Insekten wenig Bedeutung, weil (wenigstens bei *Periplaneta* nach EIDMANN) die vom Clypeus stammenden Muskeln gegenüber den anderen an Zahl ziemlich unbedeutend sind. Bei den Hemipteren sind aber außer Clypeusmuskeln nur sehr wenige und relativ

schwache Pharynxmuskeln vorhanden; dadurch fällt bei ihnen der Unterschied zwischen den beiden Definitionen besonders ins Auge.

Der Unterschied scheint mir aber davon herzurühren, daß BURGESS wohl die hintere Grenze des Pharynx eindeutig angegeben hat, daß man sich über die vordere Grenze aber streiten kann. BURGESS' Definition ist also ergänzungsbedürftig und man kann die Ergänzung, wie EIDMANN tut, vornehmen, indem man den Pharynx da beginnen läßt, „wo der Gaumen mit der Oberfläche des Hypopharynx zu einem geschlossenen Rohr verwächst“. Damit ist die Mundpumpe zu einem Teil des Pharynx gestempelt und die Clypeusmuskulatur auch der Hemipteren ist zur Pharynxmuskulatur zu rechnen.

Nichtdestoweniger hat SNODGRASS recht, wenn er der Mundpumpe eine Sonderstellung einräumt, denn diese ist bei den Hemipteren viel größer als der (bei anderen Insekten) hauptsächliche Teil des Pharynx, sie ist außerdem ganz ohne Ringmuskeln und speziell für das Aufsaugen flüssiger Nahrung eingerichtet. Ich werde daher den Ausdruck Mundpumpe im folgenden beibehalten, setze aber voraus, daß sie ein Teil des Pharynx ist. Den Rest des Pharynx bezeichne ich als Hinterpharynx (SNODGRASS 1927, WEBER 1928, Pharynx).

Der Boden der Mundpumpe ist im Querschnitt U-förmig und stark chitinisiert (Abb. 7 b, c), seine Seitenränder sind wenig verdickt. Die ventral gelegene Decke der Pumpe dagegen ist dünn und elastisch, sie legt sich eng an den Boden, so daß die Mundpumpe, als Ganzes betrachtet, eine Halbröhre bildet. An der Decke der Mundhöhle greifen median in einer Reihe die Sehnen des *Musculus dilatator pharyngis* an, die die Decke vom Boden zu heben vermögen, zurück schnellst sie durch die eigene Elastizität der Mundpumpe. Durch seine starke Chitinisierung wird der Mundpumpenboden, der obendrein mit dem Clypeus und dem Hypopharynx eine feste Einheit bildet, zum *Punktum fixum* für die ganze Pumpbewegung. Daher kommt es, daß die Dilatatoren statt, wie bei *Periplaneta* zum Beispiel, rings an dem weichen Pharynx anzugreifen, sich auf die Dorsalseite beschränken können, daher ist auch eine muskulöse Verbindung mit dem Tentorium nicht in dem Maße nötig wie bei *Periplaneta* (nach EIDMANN). Auch die ursprünglich wohl vorhandene Ringmuskulatur kann wegfallen, da die eigene Elastizität der Mundpumpe den Dilatatoren entgegenwirkt und da die flüssige Nahrung nicht in einzelnen Bissen befördert zu werden braucht.

Die Mundpumpe geht allmählich in den Hinterpharynx über, der im Querschnitt kreisförmig, sich dem Querarm des Tentoriums nähert, und, indem er um ihn herum biegt, in den nach hinten laufenden Ösophagus übergeht. Der Vorderdarm macht also, infolge der Verlagerung des Vorderkopfs, eine scharfe, in Abb. 12 am besten erkennbare Biegung.

9. Die Mundhöhle.

Die Mundhöhle bildet den Übergang vom Nahrungskanal der Stechborsten zum Hohlraum der Mundpumpe. Ihre Wandungen sind im Gegensatz zu denen der letzteren starr und beteiligen sich nicht am Saugvorgang. Während die Mundpumpe als Teil des Pharynx ein geschlossenes Rohr bildet, entsteht die Mundhöhle dadurch, daß der Anteclypeus, die Laminae maxillares und der Hypopharynx sich eng zusammenlegen. Trotzdem also die Wände der Mundhöhle nur aneinandergefügt, nicht miteinander verwachsen sind, ist der Verschuß nach allen Seiten dicht. Zunächst ist dafür gesorgt, daß die Bewegungen des Pharynxdaches sich nicht, wie das zum Beispiel bei *Periplaneta* (EIDMANN) der Fall ist, dem Mundhöhlendach mitteilen können. Letzteres ist nämlich an der Übergangsstelle zum Pharynxdach mittels eines Paares druckknopfartiger Gebilde (*MKn*) an dem festen Boden der Mundhöhle (Ventralwand des Hypopharynx) befestigt. Der Hypopharynx bildet jederseits einen knopfförmigen, auf dünnerer Basis stehenden Auswuchs, der in eine entsprechende Vertiefung des Mundhöhlendachs wie in eine Matrize paßt (Abb. 9). Wahrscheinlich gleitet der noch elastische

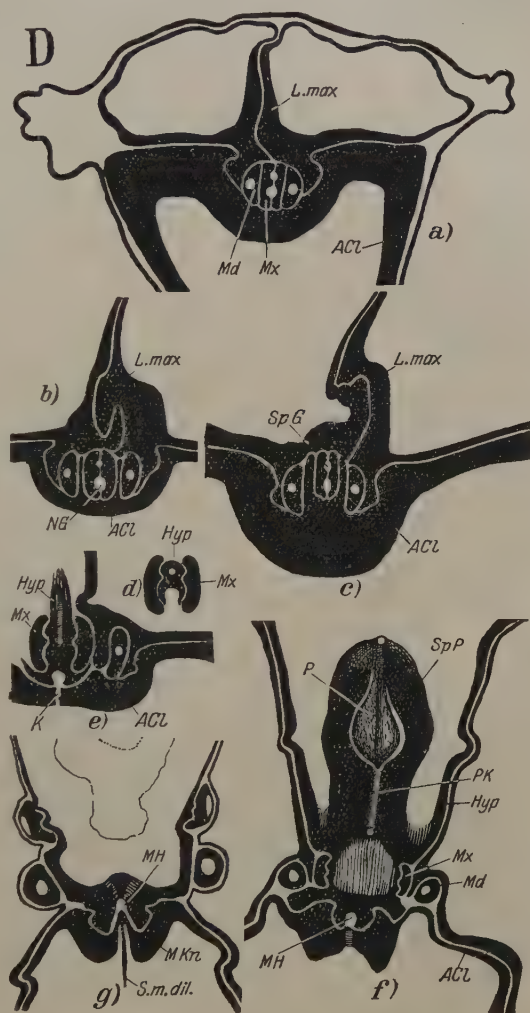


Abb. 8. 4. Larvenstadium von *Psylla mali*. Querschnitte durch den Vorderkopf. a) liegt am weitesten hinten, g) am weitesten vorn. Die Schnitte sind nicht ganz parallel zu denen von Abb. 7 geführt; zwischen den dargestellten Schnitten lagen jeweils noch 2, die nicht gezeichnet wurden. Nur chitinöse Teile sind dargestellt.

Knopf gleich bei der Häutung in die Matrizze hinein (siehe Abb. 8 g) und hält, sobald das Chitin erhärtet ist, beide Teile fest zusammen.

Der geschilderte Apparat ist, gegenüber dem, den wir bei den Aphiden (nach DAVIDSON und WEBER) antreffen, sehr einfach, mehr ähnelt es schon dem entsprechenden Mechanismus der Chermesiden (nach DREYFUSS). Seine Aufgabe ist in allen drei Fällen die gleiche.

Distal von den Mundknöpfen hat der Hypopharynx zwei leistenartige längslaufende Vorsprünge, die zusammen eine mit ihrer offenen Seite genau in eine entsprechende Rinne des Mundhöhlendachs (Epipharynx) passende Halbröhre bilden (Abb. 8 f). Rinne und Röhre bilden zusammen die voll röhrenförmige, eigentliche Mundhöhle (MH), an die gewölbten Seitenkanten der genannten Vorsprünge des Hypopharynx legen sich, von ihnen noch teilweise umfaßt, die Halbröhren der Maxillarborsten, die zusammentretend den Nahrungskanal NG bilden. Ähnlich wie die Spitze des Hypopharynx sich in den Speichelkanal legt, so legt sich die genannte Halbröhre also in den Nahrungskanal und läßt dem Nahrungssaft keinen anderen Weg als den in die Mundhöhle und den Pharynx.

Das Dach der Mundhöhle ist, wie oben schon erwähnt, mehrfach durchbohrt, ihm liegt das paarige epipharyngeale Sinnesorgan (Abb. 7 f, SZ) auf, das durch einen besonderen Nervenstrang mit dem Vorderlappen Gg des Cerebralganglions CGg verbunden ist. Am besten ist dies in Abb. 12 zu beobachten, die übrigen geschilderten Verhältnisse ergeben sich am besten aus einem Vergleich der Abb. 9 mit den Schnittbildern Abb. 8. Dasselbe gilt von den folgenden Ausführungen.

10. Die Beziehungen der Stechborsten zu den umliegenden Organen.

Die letzten beiden Abschnitte zeigten, wie der Übergang des Nahrungs- und des Speichelkanals der Stechborsten in den Pharynx bzw. die Speichelpumpe erfolgt. Noch war aber nicht die Rede davon, daß die Stechborsten außer als Leitröhren auch als Stechwerkzeuge zu wirken haben, daß sie also beweglich sein müssen. Wie die Beweglichkeit der einzelnen Stechborsten sowie des gesamten Borstenbündels vereinigt wird mit dem dichten Abschluß der beiden Kanäle, das zu zeigen, soll die Aufgabe des folgenden Abschnittes sein.

Wir gehen von Abb. 8 g aus. Hier sehen wir die vier quergetroffenen Stechborsten im Rechteck liegen. Ihre Medialseiten sind schon abgeplattet, ihre Lumina sehr eng geworden. Die Mandibularborsten liegen mit ihren glatten Medialseiten an Gleitflächen, die von den Seitenwänden des Hypopharynx gebildet werden. Den Rinnen der maxillaren Stechborsten entsprechen gerundete Längsleisten der Hypopharynxwand, auf denen die Borsten wie auf Schienen gleiten. Die beiden Borstenpaare werden an ihren Lateralfächen von den Medialflächen der Laminæ maxillares umfaßt und fest an den Hypopharynx gepreßt. Dadurch wird

festen Vereinigung des letzteren mit den Laminae. Dadurch werden alle im Schnitt erkennbaren Teile zu einem festen Komplex verbunden, in dem nur die Borsten ihren Führungen entlang zu gleiten vermögen.

Der folgende Schnitt *d* zeigt die Spitze des Hypopharynx zwischen den Maxillarbörsten, in Schnitt *e* ist der Hypopharynx nicht mehr getroffen, die Maxillarbörsten haben sich vereinigt, sind aber von den Mandibularbörsten immer noch getrennt und zwar durch ein Paar von Längsleisten des Clypeus, von denen sie gleichzeitig zusammengehalten werden. Die beiden Laminae maxillares, die immer noch mit dem Clypeus verfalzt sind, sind nun median zusammengestoßen und durch besondere Vorsprünge verzahnt. Noch¹ deutlicher zeigt dasselbe der Schnitt *b*.

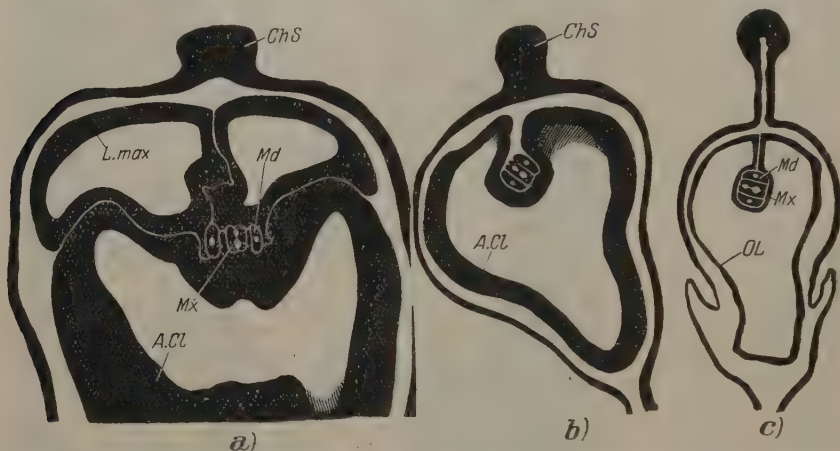


Abb. 10. *Psylla mali*, Imago. Querschnitte durch die Spitze des Vorderkopfes und die umgebenden Teile, Fortsetzung von Abb. 7 in stärkerer Vergrößerung. Nur Chitin dargestellt.

Im Schnitt *a* ist dann die Trennungsleiste zwischen den beiden Borstenpaaren verschwunden, sie liegen eng zusammen und werden von den ineinander gefalzten Laminae, die ihrerseits wieder mit dem Clypeus verfalzt sind, zusammengehalten.

Noch weiter distal (Abb. 10 *b*) verschwinden die Laminae und der Clypeus bildet ein fast geschlossenes Rohr, das, wie noch weiter distal die Basis der Oberlippe (Abb. 10 *e*) das Borstenbündel umfaßt. Die Spitze der Oberlippe legt sich einfach auf das Bündel (Abb. 5 *a—c*).

Alle geschilderten Leisten und Rinnen, denen die Borsten anliegen, sind ihnen aufs genaueste angepaßt und so glatt, daß sie ihrer Bewegung in der Längsrichtung kein Hindernis bereiten. Wohl aber verhindern sie jedes Ausweichen der Borsten aus ihrer Bahn, sorgen also auch dafür, daß der Übergang der Mundhöhle in den Nahrungskanal, des Speichelpumpenkanals in den Speichelkanal der Borsten stets gleich sicher und dicht bleibt, ohne Rücksicht auf die Bewegungen der Borsten.

Die Abb. 8 ist nach Schnitten durch den Larvenkopf (4. Stadium) gezeichnet, die Abbildung 10 nach solchen durch die Imago. Es soll dadurch gezeigt werden, daß in allen wesentlichen Punkten der Vorderkopf der Larve gleich wie der der Imago gebaut ist. Unterschiede bestehen nur im Bau der Laminae mandibulares und in der gegenseitigen Abgrenzung von Ante- und Postclypeus.

Um so verschiedener ist das Labium der Larve und der Imago gebaut.

C. Das Labium Lb und die Crumena Cr.

Das Labium scheint bei oberflächlicher Betrachtung zweigliedrig zu sein. Erst wenn man die umgebenden Teile, besonders die Wülste *W* abpräpariert, erhält man das Bild, das Abb. 5a darstellt und erkennt ein drittes, basales Glied, das in der Ruhelage mit dem zweiten Glied etwa einen Winkel von 130° bildet.

Wie bei allen Hemipteren hat das Labium an seiner Vorderseite eine tiefe Falte, in der das Stechborstenbündel liegt. Besonders tief ist diese Falte beim Basalglied. Sie bildet hier einen häutigen Sack, der tief in den Hohlraum des Körpers vorspringt, seitlich kompreß ist und (Abb. 11) genau in einen schlitzförmigen Einschnitt paßt, der das Bauchmark zwischen dem Subösophagalganglion und der thorakalen Ganglienmasse durchbohrt. Diese Tasche hat schon WITLACZIL festgestellt und sie als Crumena bezeichnet, weil er sie für ein Homologon der unter demselben Namen bekannten Stechborstentasche der Cocciden hielt. Ich werde diese Bezeichnung beibehalten, wenn auch nicht ganz sicher die Homologie nachgewiesen werden kann. Jedenfalls nimmt auch bei *Psylla* die Crumena das Stechborstenbündel nach seinem Austritt aus der Mundöffnung auf, das Bündel bildet in ihm einen hufeisenförmigen Bogen, spannt die Crumena straff und geht, immer dicht an der Wand der Labialfalte entlang laufend, in das zweite Glied des Labiums über, durchsetzt es und erreicht die Spitze des letzten Gliedes.

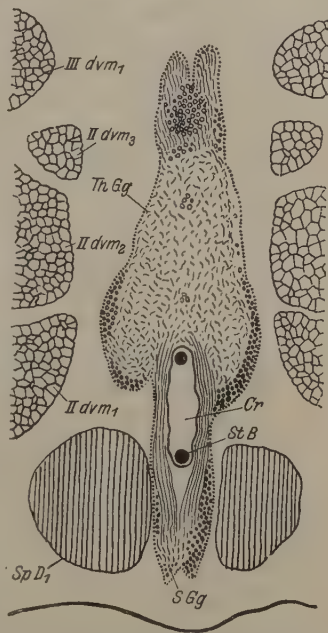


Abb. 11. *Psylla mali*, Imago. Horizontalschnitt durch das Thorakalganglion. Der Schnitt trifft die Crumena und die Speicheldrüsen (schraffiert).

Die Verbindung der Crumena mit dem Hypopharynx übernimmt ein starker, in der Medianebene gelegener Chitinstab *ChS*, der in Abb. 10 quer, in Abb. 5a längs getroffen ist. Die Membranen, die von ihm nach

den Seiten gehen, legen sich eng an die Dorsalseiten der Spitzen der Laminae maxillares, gehen seitlich in die Wülste *W*, vorn in den Hinterrand des Hypopharynx über; entfernt man sie samt dem Chitinstab, so erhält man statt des Bildes 6 *b* das Bild 5 *c*.

Die beiden distalen Glieder des Labiums sind einfach gebaut. Die vordere Falte umfaßt, wie aus Abb. 5 *a* hervorgeht, das Stechborstenbündel. Besonders fest ist der Verschuß der Falte im Endglied, wo eine Borstenöse, ähnlich wie sie BÖRNER bei den Chermesiden beschrieb, das Borstenbündel vor dem Austritt an der Spitze des Gliedes umgibt. Im übrigen zeigt das Endglied die bei den Hemipteren allgemein verbreiteten Sinnesstiftchen an der Spitze, die von einem im Inneren des Gliedes gelegenen, paarigen Komplex von Sinneszellen versorgt werden.

Das zweite Glied, das eine bei verschiedenen Individuen ungleich deutliche Andeutung einer Teilung in zwei Abschnitte aufweist und wahrscheinlich auch aus zwei ursprünglichen Gliedern zusammengesetzt ist, hat an den Seiten mehrere sehr kurze Sinneskegel, bemerkenswert ist an ihm außerdem nur die Art seiner Gelenkverbindung mit dem Basalglied. Das Gelenk erlaubt eine mäßige Beugung der beiden Glieder gegeneinander und wirkt dabei, wie aus dem Schnitt Abb. 5 *d* hervorgeht, auf das von ihm umschlossene Stechborstenbündel wie eine Zange. Das Labium vermag also, wenn es gebeugt wird, vermittels dieser stark chitinierten Zange das Stechborstenbündel festzuhalten; was diese Tatsache für die Bewegung der Stechborsten beim Bohren zu bedeuten hat, habe an anderem Orte schon auseinandergesetzt (1928, Z. vergl. Physiol.). Über die Entwicklung des Labiums siehe S. 99, seine Beziehung zum Prosternum S. 114.

D. Die Kopfmuskulatur.

Sämtliche im folgenden genannten Muskeln sind paarig, es wird jeweils ein Muskel des Paares beschrieben und, so weit möglich, mit der von mir für die Kopfmuskeln von *Aphis* gewählten Bezeichnung belegt.

7. Die Muskeln des Clypeus.

Einfach und bei der Imago und Larve gleich ist die Muskulatur des Clypeus:

m.dil., *Musculus dilatator pharyngis* (Abb. 12, 22). Besteht aus etwa zehn Bündeln, die hintereinander vom Postclypeus ausgehen. Die beiderseitigen Muskeln jedes Bündels vereinigen sich an einer medianen Sehne (Abb. 7), die am Pharynxdach angreift. Im Gegensatz zu *Aphis*, wo wir deutlich drei Portionen zu unterscheiden vermögen, ist bei *Psylla* eine Vereinigung mehrerer Bündel zu Gruppen nicht deutlich bemerkbar.

Der Muskel vermag, wenn seine einzelnen Bündel nacheinander sich kontrahieren, das Pharynxdach peristaltisch zu heben und erzeugt so das für das Einsaugen des Nahrungssaftes nötige Vakuum.

2. Die Muskeln der mandibularen Stechborsten.

Von den bei *Aphis* vorhandenen, von mir als Musculi laminae mandibulares bezeichneten Muskeln ist weder bei der Larve noch bei der Imago eine Spur zu entdecken. Vermutlich sind sie im Zusammenhang mit der oben geschilderten Umbildung der L. mand. atrophiert worden.

Die Muskulatur der Mandibularborsten selbst ist sehr stark und weicht etwas von dem gewöhnlichen Typ ab.

m.retr.mand., *M. retractor setae mandibularis primus, secundus, tertius, quartus* (Abb 5 b, 6, 7). Der Muskel ist sehr kräftig, entspringt am vorderen Teil des Seitenrandes des Postclypeus und am basalen Teil des Dorsalarms des Tentoriums, ist undeutlich in vier Portionen geteilt und endet, indem seine Fasern stark konvergieren, an den flügelartig verbreiterten Rändern der Mandibelbasis.

Der Muskel entspricht funktionell nicht ganz dem homologen Muskel von *Aphis*, dem er auch an Größe überlegen ist; er zieht die Borstenbasis nicht nur zurück, sondern auch nach dem Clypeus hin, wirkt also dem folgenden Muskel, der bei *Aphis* fehlt, entgegen.

m.add.mand., *M. adductor setae mandibularis* (Abb. 5 b, 6 b, 7 b, c). Geht von der Seitenkante des Pharynx als kurzer parallelfaseriger Zug nach der Mandibelbasis, an deren Medialfläche er endet. Möglicherweise entspricht der Muskel dem von BERLESE mit 192 bezeichneten Muskel von *Cicada*.

Die Mandibularborste wird also, anstatt durch einen Chitinhebel mit der Kopfwand verbunden zu sein, von zwei einander entgegenwirkenden Muskelbändern in ihrer Lage gehalten, sie hängt sozusagen an diesen beiden Muskeln. So erklärt sich auch die starke Entwicklung des *M. retr. mand.* und sein Übergreifen auf den Clypeus, da dieser Muskel ja zwei Aufgaben zu erfüllen hat. Auch seine Aufteilung in vier Bündel statt in zwei wie bei *Aphis* wird verständlich.

m.protr.mand., *M. protractor setae mandibularis primus und secundus* (Abb. 5 b, 7 c—e). Ist undeutlich in zwei Portionen geteilt, und geht von der Lateralfläche des Innenraumes der Lamina maxillares zur Lateralfläche der Mandibelbasis. Er füllt den ventralen Teil der Höhle der Lamina völlig aus und stößt die Mandibelborste vor.

Infolge der sicheren Führung der Stechborsten vermögen die vorgenannten Muskeln die Borste nur in ihrer Längsrichtung gleitend hin und zurück zu bewegen. Die Teile der Muskeln, die, wenn sie einzeln wirkten, die Borstenbasen nach anderen Richtungen zu biegen vermöchten, tragen in ihrem Zusammenhang im Sinne der obigen Ausführungen nur dazu bei, die Borstenbasen an ihrem bestimmten Platz zu fixieren.

3. Die Muskeln der maxillaren Stechborsten.

m.retr.max., *Musculus retractor setae maxillaris primus und secundus* (Abb. 5—7). Ist wie bei *Aphis* in zwei Portionen geteilt, die sich, wie Abb. 7 a zeigt, an der Basis noch weiter aufspalten. Geht vom Knie des Tentoriums nach der Basis der Maxillarborste und zieht diese zurück.

m.protr.max., *Musculus protractor setae maxillaris primus und secundus* (Abb. 6 b, 7). Wirkt dem vorhergehenden entgegen, geht von der Lateralfläche der Maxillarborste und von der Ventralfläche des Chitinhebels *L* in die Höhle der Laminae maxillares hinein und füllt deren dorsalen Teil aus.

Die Retractoren und Protractoren der Stechborsten bewirken durch ihre in rhythmischem Wechsel erfolgenden Kontraktionen die für den Stich nötigen Borstenbewegungen, die ich an anderem Ort schon geschildert habe.

4. Die Muskeln des Hypopharynx.

Die Muskulatur des Hypopharynx besteht aus zwei Paaren, die zusammen mit der ihnen entgegenwirkenden Elastizität der Wände der Speichelpumpe deren Bewegungen besorgen.

m.retr.pist., *Musculus retractor pistilli* (Abb. 5 b, 6 b, 9, 7). Zieht die als Pistill bezeichnete Membranfalte etwas aus der Cupula heraus und legt dabei den Eingang zum Pumpenkanal frei. Er greift mit der schon oben erwähnten, beiden Muskeln des Paares gemeinsamen Sehne am Pistill an und endet am Querarm des Tentoriums, ziemlich weit lateral.

m.dil.cup., *Musculus dilatator cupulae* (Abb. 5 b, 6 b, 7, 9). Ist vermutlich dem *M. retr. pist.* von *Aphis* homolog und wohl ursprünglich ein Retractor des Pistills. Bei *Psylla* greift er vermittels der oben genannten Chitinsehne am lateralen Teil der Cupula an und endet mit sehr breiter Basis an dem flügelartig verbreiterten Teil des Ventralarms des Tentoriums, sowie dem Chitinband, das diesen mit dem Hypopharynx verbindet. Das Muskelpaar vermag die Seitenwände der Cupula auseinanderzuziehen, schafft dadurch das Vakuum in der Pumpe und öffnet gleichzeitig den Speichelgang, der von der Drüse her kommend, in die Cupula mündet. Das Weiterpressen des Sekrets wird dann bewirkt, indem die Muskeln nachlassen. Dabei wird der Speichelgang wieder verschlossen, so daß dem Sekret der Rückweg versperrt wird. Gleichzeitig hebt der *M. retr. pist.* das Pistill und gibt dem Speichel den Weg in den Pumpenkanal frei.

Die Speichelpumpe ist demnach wohl morphologisch eine Kolbenpumpe wie bei den anderen Hemipteren, der Kolben wirkt aber bloß als Ventil, das Vakuum entsteht durch aktives Erweitern des Pumpenstiefels.

5. Muskeln des Tentoriums.

m.depr.phar.: *Musculus depressor pharyngis* (Abb. 5 b, 12). Verbindet den Querarm des Tentoriums mit dem Hinterpharynx.

m.tent₁, *Musculus tentorii primus* (Abb. 22, 17 b). Geht vom Querarm des Tentoriums nach dem Dach des Epicraniums. Ist ein Levator des Vorderkopfes.



Abb. 12. *Psylla mali*. 5. Larvenstadium. Annähernd median gelegener Längsschnitt durch den Vorderkörper. Unter der Larvencuticula (schwarz) ist die Haut der Imago (gekreuzt schraffiert) angelegt. Atypische Muskeln dunkel.

m.tent₂, *Musculus tentorii secundus* (Abb. 22, 17 b.) Geht vom Querarm des Tentoriums nach dem Vorderrand des Pronotums, kann daher auch als *Odlm* bezeichnet werden. Levator des Vorderkopfes.

m.ant₁₋₃, *Musculus antennalis primus—tertius* (Abb. 22, 17). Gehen vom Knie des Tentoriums nach dem Basalglied der Antenne.

Sämtliche Muskeln des Tentoriums finden sich auch bei der Larve.

6. Die Muskeln des Labiums.

m.lab₁, *Musculus labii (primus)* (Abb. 22). Während bei der Larve (siehe Abb. 18) drei Paar von Muskeln im Labium vorhanden sind, hat die Imago nur das eine Paar, das das Endglied etwas nach den Seiten zu biegen vermag.

Alle anderen Bewegungen des Labiums geschehen mit Hilfe der Muskeln des Prosternums, wir müssen daher bei der Besprechung des Thorax noch mehrfach auf das Labium zurückkommen (siehe S. 115).

E. Zur Entwicklung des Kopfes.

Die für *Psylla* bezeichnende Verlagerung des Vorderkopfes nach der Ventralseite finden wir schon beim ersten Larvenstadium. Was die Larven von der Imago unterscheidet, das ist zunächst der bei ersteren viel engere Zusammenhang zwischen Epicranium und Vorderkopf. Dieser Umstand wird sofort klar, wenn man Abb. 4 a mit Abb. 13 und 16 vergleicht. Man sieht, daß wohl die Lagebeziehungen in allen Fällen die gleichen sind, daß aber bei der Larve die Cuticula durchweg gleichmäßig ist und daß daher sich keine einzelnen Sklerite unterscheiden lassen. Der ventrale Teil des Epicraniums, dem die Frontalkegel fehlen, geht denn auch unmittelbar in den Clypeus über, die Grenze ist noch beim 3. Larvenstadium nur mit Hilfe der Muskulatur feststellbar. Die Laminae mandibulares, bis zum 4. Larvenstadium als solche deutlich erkennbar (Abb. 13 a, b), gehen ebenfalls unmittelbar ins Epicranium über.

Am wenigsten unterscheidet sich der Vorderkopf der Larve von dem der Imago, nur die andere Ausbildung der Laminae mandibulares, die sich aber, wie Abb. 13 zeigt, mit jeder Häutung mehr dem imaginalen Zustand nähert, ist ein wesentlicher Unterschied.

Ausgeprägt ist auch der Unterschied zwischen dem larvalen und dem imaginalen Labium. An der Basis des ersteren fehlt die Crumena völlig, die Stechborsten bilden, wie Abb. 13 zeigt und wie zum erstenmal von BROCHER (1925) festgestellt wurde, nach ihrem Austritt aus dem Mund zunächst eine dem Vorderkopf horizontal anliegende, freie Schleife (*StB*, *Schl*). Diese Schleife wird von den lappenartig verlängerten Spitzen der Lam. mand., die sich, von den Seiten her kommend, eng aneinander und etwas übereinander legen, erfaßt und in ihrer Lage gehalten. Die Spitze

des Borstenbündels liegt wie bei der Imago in einer Rinne des Labiums und wird in derselben von zwei Paar fingerförmigen Fortsätzen der Vor-

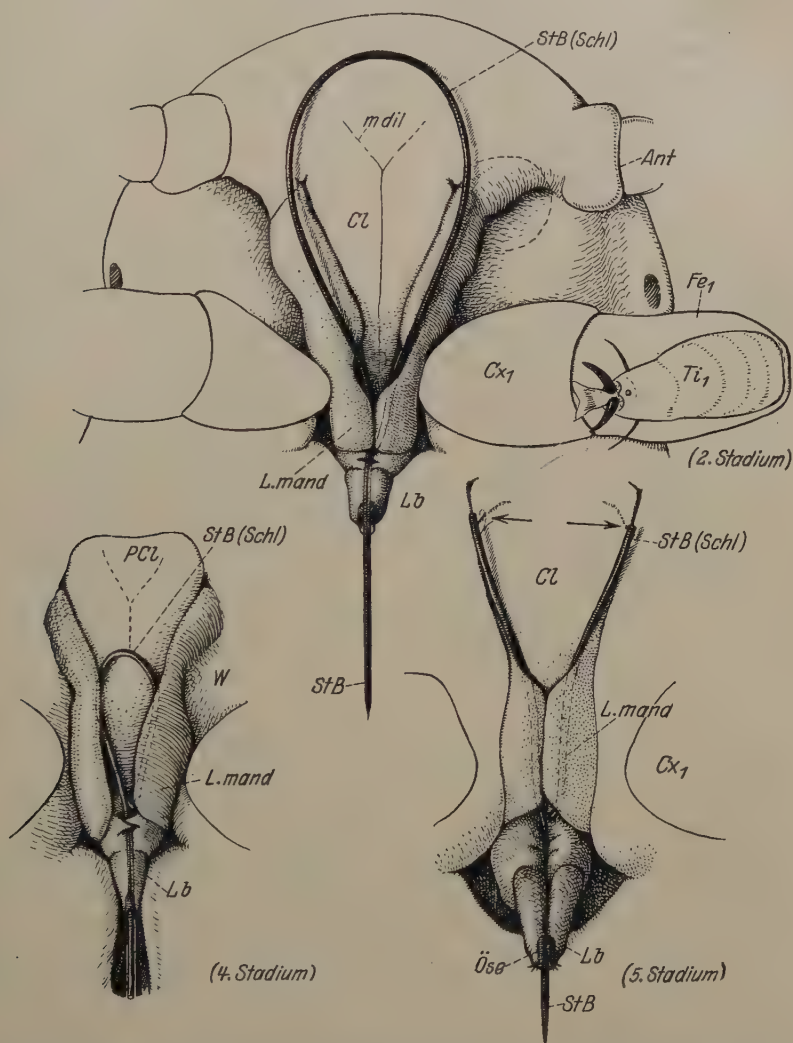


Abb. 13. *a* *Psylla mali*. Kopf und Prothorax des 2. Larvenstadiums. Ventralansicht. Labium durch das Deckglas etwas nach hinten gedrückt, Stechborstenbündel wenig vorgestreckt. *b* Teilansicht des Kopfes des 4. Larvenstadiums. Stechborsten halb vorgestreckt, Laminae mandibulares etwas auseinandergedrängt. *c* Dasselbe beim 5. Larvenstadium. Stechborsten fast ganz eingezogen.

derfläche des Labiums wie von einer Doppelzange festgehalten (BROCHER 1925, WEBER 1928, siehe dort die Funktion des larvalen Labiums). Das Labium selbst ist sehr kurz und scheinbar zweigliedrig.

Man sieht also, daß trotz der großen Ähnlichkeit die Umwandlungen, die aus dem Larvenkopf den Kopf der Imago machen sollen, nicht ganz geringfügig sein können, jedenfalls ist mit dem Wort „Häutung“, mit dem man bei den Hemimetabolen die Entwicklungsvorgänge abzutun pflegt, noch nicht alles gesagt. So sollen wenigstens einige der wichtigsten Vorgänge im folgenden herausgegriffen werden — eine ganz eingehende Darstellung muß ich mir versagen, da sie im Zusammenhang der vorliegenden Arbeit zu weit führen würde.

1. Die Entwicklung des *Epicraniums*.

Am leichtesten verständlich ist die Umwandlung des larvalen *Epicraniums* in das imaginale. Hier handelt es sich um eine einfache Häutung, die neue Cuticula legt sich unter der alten an, beide entfernen sich, wie Abb. 12 zeigt, schon frühzeitig voneinander, vor der letzten Häutung bilden sich die Frontalkegel aus, die Ocellen und die Facettenaugen entstehen als Differenzierung der Hypodermis. Mit jeder Häutung nehmen die Fühler an Gliederzahl zu.

Da das folgende Stadium stets größer ist als das vorhergehende, liegt die Hypodermis unter der alten Cuticula in Falten; am deutlichsten ist diese Faltenbildung beim letzten Larvenstadium an der Stelle, wo die Frontalkegel der Imago entstehen.

2. Die Entwicklung des Vorderkopfes.

Weit schwerer verständlich ist die Entwicklung des Vorderkopfes, was der unendlich verwickelte Bau dieses Kopfabchnittes zur Genüge erklärt.

Alle Teile, die bei der Larve an ihrer Innenfläche eine deutliche Hypodermissschicht tragen, häuten sich einfach. Die Abb. 12 und 14 zeigen, wie unter der Cuticula dieser Teile die Hypodermis eine neue Cuticula bildet, die sich auch hier frühzeitig von der alten löst. Nur an den Stellen, wo Muskeln angreifen, vollzieht sich die Lösung erst ganz kurz vor der Häutung. Die Muskeln vermögen daher bis zur Häutung normal zu arbeiten (so z. B. der *m.dil* in Abb. 12). Auch das Tentorium wird einfach gehäutet, in ähnlicher Weise wie die Tracheen, der Querbalken reißt dabei in der Mitte durch, außerdem erfolgt ein Riß zwischen Dorsal- und Ventralarm (im Knie). Ebenso wird der Pharynx gehäutet.

Die *Laminae mandibulares* werden mit jeder Häutung kleiner (Abb. 13 und 14), trennen sich schon bei der vorletzten Häutung vom *Epicranium* (Abb. 13c) und verschmelzen bei der letzten Häutung mit den vom Prothorax stammenden Wülsten *W* zu einem Komplex.

Eine einfache Häutung ist unmöglich bei den *Stechborsten*, die in ihrem ganzen distalen Teil nur aus Chitin bestehen und gar kein Lumen, wie die maxillaren Borsten oder nur ein sehr enges, wie die mandibularen, ent-

halten. Die Bildung der neuen Stechborsten beginnt denn auch lange vor der Häutung in den retortenförmigen Organen. Diese ziehen sich im Verlauf des Vorganges in die Länge und rollen sich spiralg auf. Die in ihrem Innern gebildeten neuen Borsten stehen mit den alten nur an ihrer Spitze in Verbindung, die mit der Innenseite der hohlen Basis der letzteren vereinigt ist und bis zur Häutung bleibt. Besser als Worte zeigt diesen ganzen Vorgang die Abb. 15. Wir sehen, daß bei der Häutung sich die Hülle, die um die neue Borste lag, handschuhfingerartig einstülpt und, indem ihr bis dahin weiches Chitin erhärtet, die hohle Basis der neuen Borste bildet. Da die neue Borste mit der Spitze an der Basis der alten haftet, wird sie von der letzteren bei der Häutung selbsttätig in die Lage

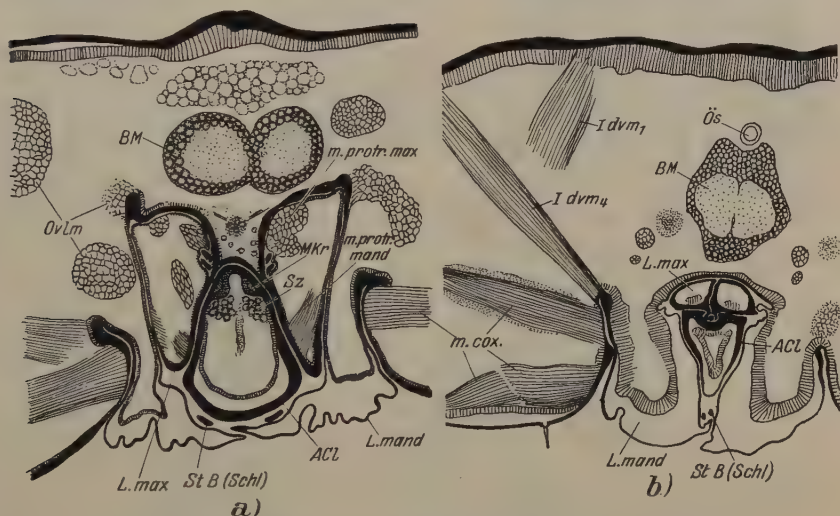


Abb. 14. *Psylla mali*, Larve. Querschnitte durch den Kopf und Prothorax.
a 5. Stadium. b 4. Stadium. Alte Cuticula schwarz, Hypodermis schraffiert.

der alten gebracht, erst wenn das vollzogen ist und die neue Borste völlig gestreckt in die richtigen Bahnen gebracht ist, wird die alte Borste vollends von ihr losgerissen. Dieser Modus der Umbildung der Borsten erklärt auch die Tatsache, daß die Muskeln der Borstenbasen bis zum letzten Moment vor der Häutung tätig sein können. Man sieht aus Abb. 15 a, daß diese Muskeln, genau betrachtet, gar nicht an der Borste selbst, sondern an der sie umhüllenden Scheide angreifen, die allerdings mit der Borstenbasis verklebt scheint. Bei der Häutung wird natürlich (Abb. 15 e) diese die Basis der alten Borste bildende doppelte Chitinlage herausgezogen, das neue gebildete Chitin der Scheide verklebt wieder mit dem der neuen Borstenbasis, die Muskeln verändern also ihre Ansatzstellen nicht im mindesten, wie die Abb. 15 d—f wohl mit ausreichender Deutlichkeit zeigen.

Die Neubildung der Borsten, die der Gliedmaßenbildung der Holometabolen (Imaginalscheiben) auffallend ähnelt, vollzieht sich, wie es scheint, bei allen Hemipteren gleich, nur findet nicht überall die spiralförmige

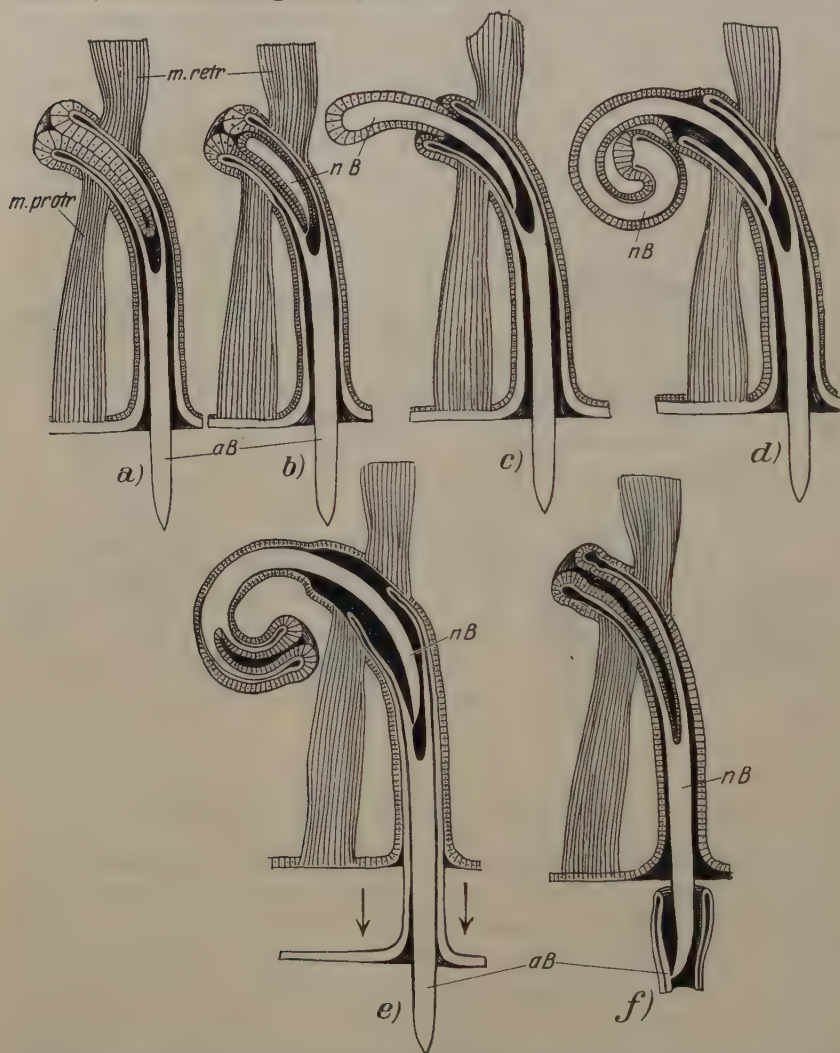


Abb. 15. *Psylla mali*. Schema der Bildung neuer Stechborsten vor der Häutung. Chitin weiß, Hohlräume schwarz. *a, b* Beginn der Neubildung. *c, d* Vergrößerung und Aufrollung des retortenförmigen Organs. *e, f* Beginn und Vollendung der Häutung, wobei die neue Borste von der alten in die richtige Lage gezogen wird.

Einrollung der neuen Borsten statt, wie sie oben geschildert wurde. Die Wanzen z. B. haben nach BUGNION keine derart weitgehende Aufrollung, hier erstrecken sich die verlängerten retortenförmigen Organe bis in den

Thorax hinein. Es muß von Interesse sein, bei Hemipteren mit extrem langen Borsten, wie den Aradiden, deren Stechborsten über fünfmal so lang sind wie der Körper, die Entwicklung zu verfolgen, die noch ganz unbekannt ist.

Wie sich die Neubildung der *Speichelpumpe* vollzieht, vermag ich nicht zu sagen, die hierher gehörigen Vorgänge wären vielleicht an einem größeren Hemipteron mit weniger Mühe und besserem Erfolg festzustellen. Vermutlich besteht auch hier kein wesentlicher Unterschied zwischen den verschiedenen Hemipterengruppen.

3. Die Entwicklung des Labiums.

Vor der letzten Häutung bildet sich, wie Abb. 12 zeigt, die *Crumena*, indem die Hypodermis sich zwischen Hypopharynx und Labium tief einstülpt. Zuerst legt sich diese Einstülpung eng an die Ventralseite des Bauchmarks, später dringt sie in dasselbe ein. Den Beginn des letzteren Vorgangs zeigt Abb. 12.

Das Endglied des Labiums bleibt unverändert, aus dem Basalglied der Larve gliedern sich die beiden basalen Abschnitte des imaginalen Labiums heraus. Die zwei Paare von Muskeln, die, wie ich an anderem Orte feststellte, die fingerförmigen Fortsätze des Labiums bewegen (*m.lab*₂, 3, Abb. 12, 18) schwinden bei der letzten Häutung mit den fingerförmigen Fortsätzen selbst, der das Endglied bewegende Muskel *m.lab*₁ bleibt unverändert.

Die unter der Cuticula des Labiums des letzten Larvenstadiums angelegte Cuticula des imaginalen Labiums ist, wie Abb. 12 zeigt, besonders stark gefaltet. Indem bei der Häutung die Falten sich glätten, entsteht das relativ lange Labium der Imago, dessen vordere Falte zudem viel tiefer ist.

Das *Stechborstenbündel*, das bei der Larve die freie Schleife bildete, wird bei der Imago in die *Crumena* aufgenommen, es ist zu betonen, daß die Stechborsten der fast unbeweglichen Larve relativ erheblich länger sind als die der lebhaft beweglichen Imago (vgl. WEBER 1928).

IV. Der Thorax.

Wenn man den Versuch macht, die bei den Heteropteren und den Homopteren vorkommenden Thoraxformen auf eine gemeinsame Basis zu bringen, also ein Grundschema des Hemipterenthorax zu entwerfen, so erkennt man, daß das entstehende Gebilde eine viel geringere Zahl von gerade für die Hemipteren typischen Zügen aufweisen muß als das Grundschema des Kopfes, das wir eingangs aufstellten. Mit anderen Worten: Das Grundschema des Hemipterenthorax ist dem des Thorax der Insekten überhaupt viel ähnlicher als das Grundschema des Hemipterenkopfes dem des Insektenkopfes. Wenn wir bedenken, daß die permische

Ahnenform unserer rezenten Hemipteren, *Eugereon Böckingi*, bei schon fast völlig typischen Hemipterenmundteilen im Thorax- und Flügelbau noch einen ausgesprochen paläodictyopterenhaften Eindruck macht, so dürfen wir uns die obige Tatsache wie folgt erklären: Die stechend saugenden Mundwerkzeuge, die den vermutlich im Perm neu entstandenen Seitenzweig der Paläodictyopteren, die Protohemiptera, charakterisierten, waren, einmal ausgebildet, keiner rückläufigen Entwicklung mehr fähig. Ihre Weiterentwicklung mußte also notwendig innerhalb sehr enger Grenzen erfolgen. Der Thorax dagegen unterschied sich zu gleicher Zeit noch sehr wenig von dem der Paläodictyopteren und hatte daher noch fast unbeschränkte Entwicklungsmöglichkeiten. Er hat denn auch, wie uns eine Gegenüberstellung der Wanzen und der Cicaden zeigt, mannigfaltige Abwandlungen erfahren. Wir können sogar sagen, daß die Ordnung der Hemipteren die lange Zeit ihrer Existenz dazu benützt hat, eine ganze Reihe von Eigentümlichkeiten, die für den Thoraxbau anderer Ordnungen typisch sind, selbständig zu schaffen. Die Verkleinerung der Hinterflügel, die wir in der Homopterenreihe bis zum völligen Schwund (δ der Cocciden) verfolgen können, die Umwandlung der Vorderflügel der Wanzen zu Hemielytren, das Auftreten von Sprungbeinen bei verschiedenen Cicadengruppen und bei den Psylliden und Aleurodiden sind solche Merkmale.

Wollten wir ein Urhemipteron konstruieren, so müßten wir also, auch ohne *Eugereon* zu kennen, auf eine Form kommen, die einen mit Hemipterenmundteilen versehenen Kopf und einen Thorax mit annähernd homonomen Segmenten, großem Halsschild und ziemlich gleichmäßigen Flügelpaaren besitzt; anders lassen sich die bei den Heteropteren und Homopteren auftretenden Merkmale nicht auf eine gemeinsame Basis bringen.

Leider fehlen uns nähere Angaben über den Heteropterenthorax fast völlig. Wohl sind durch HEYMONS, SNODGRASS und TAYLOR manche Einzelheiten bekannt geworden, eine Übersicht ist aber noch nicht möglich.

Nur wenig besser steht es um die Kenntnis des Homopterenthorax. Hier sind durch AMANS, HEYMONS, BERLESE und SNODGRASS die Cicaden ausreichend bekannt geworden, DOERING hat das Skelett einer Cercopide beschrieben und ein Vertreter der Aphiden ist durch meine Arbeit über *Aphis fabae* genau bekannt geworden. Was über die Psylliden vorliegt, wurde eingangs schon erwähnt.

Man sieht, das bis jetzt beigebrachte Material reicht noch längst nicht zu einer vergleichenden Betrachtung der Hemipteren überhaupt, um so mehr als die Thoraxmuskulatur noch weniger bearbeitet ist als das Skelett. In diesem Sinne muß es auch die erste Aufgabe des folgenden Abschnittes sein, Material beizubringen. Die vergleichenden Betrachtungen

tungen, die trotzdem nicht ganz unterdrückt werden sollen, können nur vorläufig sein und müssen sich auf die Homopteren beschränken. Dabei müssen allerdings die Aleurodiden und die ♂ der Cocciden außer acht gelassen werden, da von ihrem Thorax so gut wie nichts bekannt ist. Es bleibt also im wesentlichen ein Vergleich der Cicadinen mit den Psylliden einerseits und der Psylliden mit den Aphiden andererseits.

Was meine Anschauungen über den Grundplan des Thorax betrifft, so muß ich auf meine Arbeiten von 1924 und 1928 verweisen, da eine Darstellung dieser Fragen im Rahmen der vorliegenden Arbeit zu großen Raum beanspruchen würde.

Bei der näheren Besprechung des Thorax geht man am besten von der Larve aus, obgleich diese durchaus nicht in allen Punkten ursprünglicher ist als die Imago. Die Entwicklung wird aber so verständlicher als wenn man von der Imago aus die Larve morphologisch zu verstehen sucht, ein Weg, der an sich natürlich ebenso berechtigt ist wie der umgekehrte.

Im Laufe der Larvenentwicklung ändert sich der Thoraxbau nur wenig. Am meisten weicht noch das zweite vom ersten Stadium ab (Abb. 16), die folgenden Stadien zeigen als neues nur die heranwachsenden Flügelanlagen, eine Vermehrung der Gliederzahl der Beine und geringfügige Änderungen der Muskeln.

Das zweite Larvenstadium unterscheidet sich vom ersten durch die Lage der Hüften. Diese rücken bei der ersten Häutung näher zusammen, gleichzeitig wird ihre Lateralfläche niedriger, die Medialfläche ausgedehnter. Das Zusammenrücken der Hüften geschieht durch Einfaltung der medialen Teile der Sterna und geht so weit, daß die Medialkanten der Hüften sich fast berühren.

Möglicherweise hängt diese Verlagerung der Hüften damit zusammen, daß alle Larvenstadien vom zweiten ab fast unbeweglich sind, während das erste noch eine relativ lebhafte Beweglichkeit hat. Das würde auch die Tatsache erklären, daß in der Hüftstellung das erste Larvenstadium der Imago ähnlicher ist als alle anderen Larvenstadien. Demnach ist das Zusammenrücken der Hüften eine spezifisch larvale Eigentümlichkeit, ebenso wie die von Häutung zu Häutung deutlicher werdende, erst im letzten (fünften) Larvenstadium wieder weniger deutliche Abflachung des Körpers. Obgleich eine solche Abflachung des Körpers bei den Hemipteren durchaus nicht selten ist (Aradiden, Cimiciden, Phymatiden u. a. Heteropteren, Aleurodidenlarven, manche Cocciden und einige Aphiden und Chermesiden) ist sie doch sicher kein ursprüngliches Merkmal, scheint sich vielmehr in den genannten Gruppen jeweils selbständig herausgebildet zu haben. Was speziell die Homopteren betrifft, so ist ihre Urform zweifellos cicaden- bzw. aphidenähnlich, entspricht also weit mehr der Imago als der Larve von *Psylla*. Wie

groß der Unterschied zwischen beiden ist, zeigt am besten ein Vergleich der Abb. 18 und 24.

Haben wir so einige Eigenschaften des larvalen Thorax als sekundäre, nur der Larve eigene Charaktere erkannt, so vermögen wir andere: die

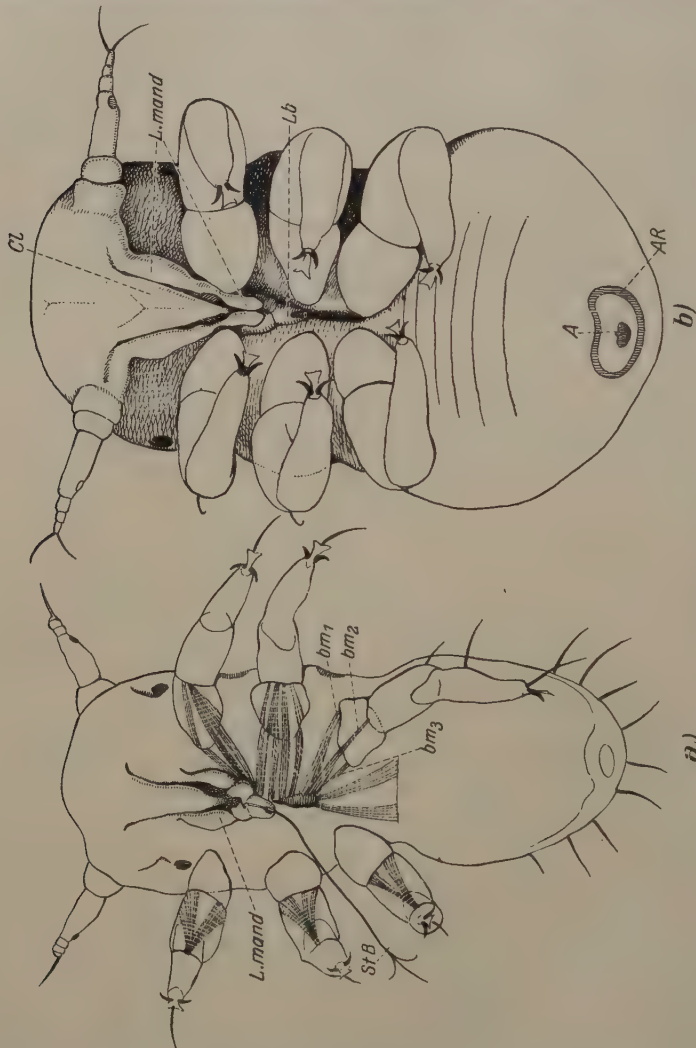


Abb. 16. *Psylla mali*, Larven, Ventralansicht. a 1. Stadium, einige Muskeln eingezeichnet, Stechborsten maximal ausgestreckt. b 2. Stadium.

gleichförmige Entwicklung und die Gliederung der Beinpaare, sowie die annähernd gleiche Größe von Meso- und Metathorax als relativ ursprünglich aufzuzeigen. Daß der Prothorax auch bei der Larve schon deutlich von den anderen Segmenten abweicht, erklärt sich mit der bei der Larve und Imago gleichen Verlagerung des Vorderkopfes.

Wir können demnach dreierlei Merkmale an der Larve unterscheiden:

1. Primäre (vermutlich), die sie nicht mit der Imago gemeinsam hat.
2. Sekundäre, die sie mit der Imago gemeinsam hat und
3. Sekundäre, die sie nicht mit der Imago gemeinsam hat.

Nur die unter 1. und 3. genannten Eigenschaften der Larve sind für uns wichtig, die unter 2. genannten können naturgemäß nicht zum Verständnis der Imago beitragen, zu ihrer Erklärung können wir, wenn nicht etwa die Embryonalentwicklung den Schlüssel liefert, der vergleichenden Betrachtung nicht entraten. Solche Merkmale sind zum Beispiel auch fast sämtliche Eigenschaften des Kopfes.

Die unter 1. und 3. genannten Eigenschaften sind dagegen sowohl für die Entwicklungsgeschichte wie für die Morphologie von Interesse (siehe z. B. die Entwicklung der Laminae mandibulares), auf sie soll daher im folgenden besonderer Wert gelegt werden.

Wir beginnen deshalb die spezielle Betrachtung des larvalen Thorax mit dem Metathorax, eben weil bei ihm wie beim Mesothorax die unter 2. genannten Merkmale zurücktreten.

A. Der Thorax der Larve.

1. Der Metathorax.

a) Das Skelett (zweites bis fünftes Stadium).

Bei keinem der fünf Larvenstadien ist der Metathorax scharf vom Abdomen oder vom Mesothorax abgesetzt. Insbesondere der Rücken des Thorax bildet ein einziges, glattes Schild, an dem Unterabteilungen nur zu erkennen sind, wenn man die Flügelanlagen und die Muskulatur berücksichtigt. Wie der Larvenkörper überhaupt, so ist auch (Abb. 18 c) der Metathorax dorsoventral abgeplattet, das Tergum geht (siehe auch Abb. 17 a) ohne äußerlich erkennbare Grenze in die Dorsalfläche der Flügelanlage über. Diese nimmt weitaus den größten Teil der Seitenfläche ein, die Pleura ist auf einem kleinen Bezirk zwischen ihr und der Hüfte beschränkt, an Stelle der Pleuralleiste findet sich innen ein in Abb. 18 c sichtbarer Pleuralhaken, seine Basis bildet auch das pleurale Hüftgelenk.

Die Ventralfläche wird (Abb. 17 c) fast völlig von den Hüften eingenommen, die sehr schief abgestutzt sind, so daß ihre Mediafläche sehr ausgedehnt ist, ihre distale Öffnung ist daher lateral (und etwas nach hinten) gerichtet. Mit dem Sternum bilden die Hüften ein wenig ausgeprägtes sternales Hüftgelenk, die Beweglichkeit der Hüfte gegen den Stamm ist gering. Das Sternum selbst, auf einen schmalen medialen Bezirk eingeschränkt, ist median eingefaltet. Die ziemlich tiefe Falte, die Fortsetzung eines entsprechenden Gebildes im Mesothorax, trägt, wie Abb. 18 zeigt, die einfache, aus einem Paar abgeplatteter Äste bestehende Metafurca (Fu_3).

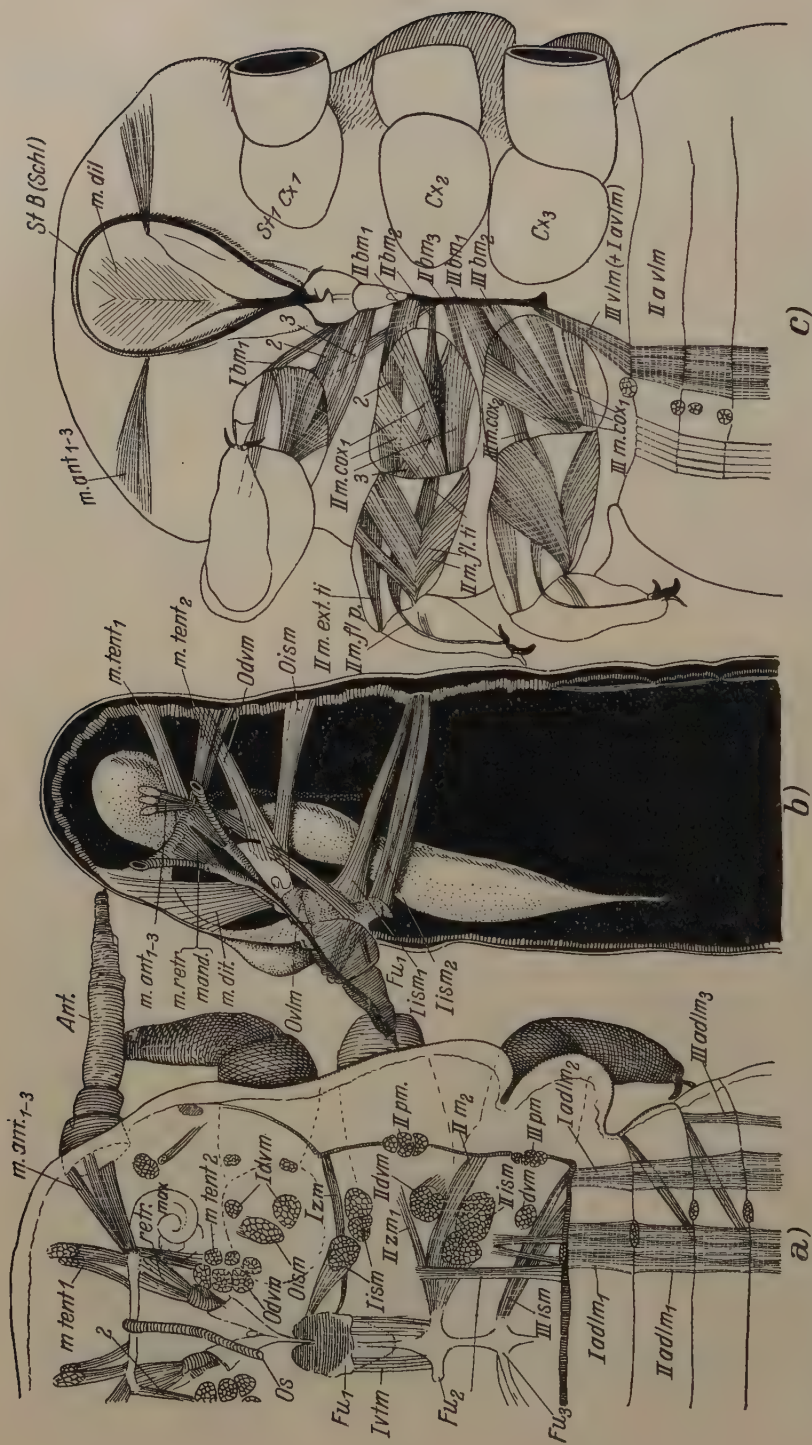


Abb. 17. *Pagilla mali*, Larve, 3. Stadium, nach durchsichtigen Präparaten. a) Dorsalansicht. Muskeln eingetragen. b) Seitenansicht, linke Körperhälfte größtenteils abgetragen. Stechborsten maximal ausgestreckt. Kopf und Prothorakalmuskeln eingetragen, ebenso Ganglien. c) Ventralansicht. Sternal- und Beinmuskulatur eingetragen.

Mit dem Femur durch ein Scharniergelenk verbunden ist der beim ersten bis vierten Larvenstadium ungeteilte Tibiotarsus, erst beim fünften Stadium gliedert sich ein Tarsalglied von der Tibia ab.

Die Spitze des Tibiotarsus bzw. des Tarsus nimmt der Prätarsus ein, der bei allen Larvenstadien zwei Klauen und einen langen schwalbenschwanzförmigen Pulvillus trägt. Einzelheiten des Baues gehen aus Abb. 27 hervor, man sieht, die Krallen artikulieren an einem chitinösen Ring, der im übrigen von Membran ausgefüllt wird. Die Basis des Pulvillus vereint die beiden Krallen, an allen drei Anhängen greift mittels eines unpaaren Chitinstückes die Sehne des Krallenbeugers an (*S.m.fl.p.*). Dorsal von den Krallen steht auf dem Chitinring eine stark gebogene Borste.

Von Beingelenken sind bei der Larve also nur die (nach BÖRNER) ursprünglichen vorhanden.

1. Das *Rumpfgelenk* (Rumpf-Hüfte), bestehend aus dem pleuralen und sternalen Hüftgelenk, ein horizontales dicondyles Gelenk von sehr geringem Aktionsradius.

2. Das *Trochantergelenk* (BÖRNER'S Hüftgelenk, Coxa-Femur), ein ursprünglich vertikales dikondyles Gelenk, das aber keine deutlichen Gelenkköpfe aufweist und daher eine allerdings geringfügige Rotation des Femur erlaubt.

3. Das *Kniegelenk* (Femur-Tibia), ein vertikales dikondyles Gelenk.

4. Das *Prätarsalgelenk* (Tarsus-Prätarsus), ebenfalls vertikal und dikondyl.

b) Die Muskulatur.

a) *Die eigene Muskulatur des Beines.* Der geringen Anzahl von relativ einfach gebauten Gelenken entspricht auch eine einfache Muskulatur des Beines. Bis zum vierten Stadium einschließlich hat diese die folgende Anordnung (Abb. 19 a).

III m.fl.p. Musculus flexor praetarsi. Bewegt, an der langen dünnen Krallensehne angreifend, den Prätarsus. Die Sehne läuft vom Prätarsus aus durch den ganzen Tibiotarsus, überschreitet das Kniegelenk und endet im Hauptteil des Muskels, dem *M.fl.p. superior*, dessen Fasern, von der Femurwand kommend, nach der Sehne konvergieren. Wie häufig bei den Insekten liegt eine zweite Portion des Muskels (*M.fl.p. inferior*) im Tibiotarsus. Beim vierten Stadium ist diese Portion nur unvollkommen in zwei Faserbündel geteilt, die dicht nebeneinander an der Basis der Streckseite der Tibia angreifen und parallelfaserig zur Krallensehne gehen.

III m.fl.t., Musculus flexor tarsi, legt sich bereits an, ist aber, da das Tarsalgelenk noch gar nicht vorhanden ist, nicht funktionsfähig. Er durchsetzt daher auch nicht, wie die vorhergehenden und folgenden Muskeln, die Hypodermis völlig, um an der alten Cuticula anzugreifen.

III m.fl.ti, *Musculus flexor tibiae*, zerfällt in zwei Portionen, eine vordere und eine hintere (Abb. 16 a, 17 c), von denen in Abb. 19 nur die vordere zu sehen ist. Jede derselben gliedert sich wieder in vier annähernd gleich starke Bündel, die, mit breiter Basis an der Vorder- bzw. Hinterwand des Femur beginnend, nach der allen acht Bündeln gemeinsamen Sehne konvergieren. Diese greift an der Beugeseite der Basis des Tibiotarsus an. Diesem sehr starken Muskel, der das Beugen des Beines im Kniegelenk besorgt, wirkt ein sehr schwacher entgegen.

m.ext.ti., *Musculus extensor tibiae*, geht von der Streckseite des Femur mit einer dünnen Chitinsehne an die Basis des Tibiotarsus.

Das Bein des vierten Larvenstadiums ist also ein einfacher Klammerapparat, im Kniegelenk einer einfachen Scharnierbewegung fähig und mit einem in gleicher Richtung drehbaren Prätersus versehen. Obwohl auch das fünfte Larvenstadium keine anderen Beinbewegungen auszuführen vermag, sind bei ihm doch, wie Abb. 19 b zeigt, schon mehrere andere Muskeln angelegt, die erst bei der Imago zur Wirkung kommen. Beim *fünften Larvenstadium* ist ziemlich deutlich ein Tarsalglied von der Tibia abgegliedert. Diese Gliederung kann man schon beim vierten Stadium unter der alten Cuticula entstehen sehen, der gleichzeitig angelegte *m.fl.t.* wurde oben schon erwähnt. Dieser Muskel bleibt auch beim fünften Stadium noch atypisch¹, er ist noch funktionslos, denn Tibia und Tarsus sind gegeneinander nicht beweglich. So durchsetzt denn auch hier der Muskel nicht die Hypodermis. Seine Ansatzstelle an der Basis des zweigliedrigen Tarsus der Imago, den wir unter der letzten Larvenhaut wohl zu erkennen vermögen, zeigt uns mit Sicherheit, daß die beiden Tarsalglieder der Imago aus dem einen Tarsalglied der Larve hervorgehen, daß also nicht etwa das einzige Tarsalglied der Larve dem distalen Tarsenglied der Imago allein entspricht. Auch der für das fünfte Larvenstadium neue *m.ext.t.*, *Musculus extensor tarsi* ist noch nicht funktionsfähig, er ist durch Abspaltung aus dem *M.fl.p. inferior* entstanden, seine lange Sehne ist anfangs noch mit der Krallensehne verbunden und ist ebenfalls von ihr abgespalten.

Der Rest des *M.fl.p. inferior* hat sich deutlich in zwei Portionen geteilt, deren Ansatzstellen beiderseits auseinandergerückt sind.

Die Muskeln des Femur sind scheinbar unverändert, wenn man Abb. 19 b betrachtet, es sind aber einige Muskeln hinzugekommen, die, sämtlich noch funktionslos, in dem unter der Larvenhaut angelegten

¹ Nach dem Vorgang DÜRKENS (1907) unterscheidet man bei der Larve der Hemimetabolen typische und atypische Muskeln; die letzteren zeigen eine mehr oder weniger ausgeprägte Affinität zu Kernfarbstoffen und sind weniger deutlich quergestreift. Es sind dies die erst bei der Imago zur Funktion kommenden Muskeln.

imaginalen Trochanter liegen und als Rotatoren des Femurs bezeichnet werden sollen (nach BÖRNER).

III m.rot.fem_{1, 2}, *Musculus rotator femoris primus und secundus*, sind durch Abspaltung vom *m.fl.ti* entstanden, wie sich aus der Untersuchung verschieden weit entwickelter Larven ergab. Wir haben also hier einen der Fälle, die BÖRNER erwähnt (1914): „Es kann aber auch dadurch eine Gliederung auftreten, daß ein Teil der Fasern an dem überschrittenen (oder besser gesagt, sekundär entstandenen) Gelenk durchgeschnürt wird, so daß ein neuer Muskel in Erscheinung tritt.“ BÖRNER hat hier zwar an die phylogenetische Entwicklung gedacht, seine auf vergleichender Betrachtung verschiedener Formen begründete Anschauung läßt sich aber an der Larvenentwicklung von *Psylla* in schönster Weise durch direkte Beobachtung bestätigen. Ob der

III m.rot.fem₃, *Musculus rotator femoris tertius*, wie die beiden anderen entsteht, oder völlig neu gebildet wird, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen. Wie die Entwicklung von *m.rot.fem₁* und ₂ vor sich geht, zeigt im Schema Abb. 33 a, ihre Lage geht aus Abb. 19 b hervor.

β) *Die Hüftmuskeln*. Unter den Hüftmuskeln sind eigene Muskeln der Hüfte und sternale Beinmuskeln (*m.cox.* bzw. *b m*) zu unterscheiden.

Die eigene Muskulatur der Hüfte ändert sich im Laufe der Larvenentwicklung beträchtlich, allerdings im wesentlichen nur bezüglich der Größe der Muskeln. Die Stellen, wo die Muskeln wirksam am Proximalrand des Femurs, bzw. (bei der Imago) des Trochanters angreifen, werden ziemlich zäh festgehalten, die Ursprungsstellen verschieben sich aber mit Verdickung der Muskelbäuche teilweise recht stark.

Relativ einfach sind die Verhältnisse noch beim dritten Larvenstadium (Abb. 17 c). Hier gehen vom Medialrand der Hüfte zwei Muskelschichten nach dem Femur:

III m.cox₁ a—c, *Musculus coxalis primus*, besteht aus drei Zügen, die sämtlich dicht nebeneinander am ventralen Teil des Femurrandes angreifen. Die drei Züge sind sicher aus *einem* ursprünglichen Muskel herausgegliedert, wie aus ihrem gemeinsamen Angriffspunkt hervorgeht.

III m.cox₂ und ₃, *Musculus coxalis secundus und tertius*, sind wahrscheinlich ebenfalls ursprünglich einheitlich (der *M. levator* BÖRNERs), trennen sich aber im Laufe der Entwicklung völlig und werden daher gesondert bezeichnet. Sie gehen nach dem dorsalen Teil des Femurrandes.

Da der *m.cox₁* weit hinten, die beiden anderen Coxalmuskeln weit vorn am Femur angreifen, so vermögen sie diesen nicht nur, soweit das Gelenk reicht, zu senken und zu heben, sondern bei geeignetem Zusammenwirken auch zu rollen. Die letztere Aufgabe fällt bei der Imago den im Trochanter liegenden *m.rot.fem.* zu (siehe S. 139).

Die einzige Änderung, die bis zum fünften Larvenstadium (Abb. 20) mit diesen Coxalmuskeln vor sich geht, ist ein verschieden starkes Wachs-

tum der einzelnen Portionen. Die drei Portionen des $m.cox_1$ besonders sind sehr verschieden stark geworden, nehmen den ganzen medialen Hüfttrand ein und enden an einer vom Femurrand her eingestülpten Chitinsehne, an der auch der bm_2 angreift (Trochantersehne). Die Entwicklung dieser Muskeln ist im Schema in Abb. 33 b dargestellt.

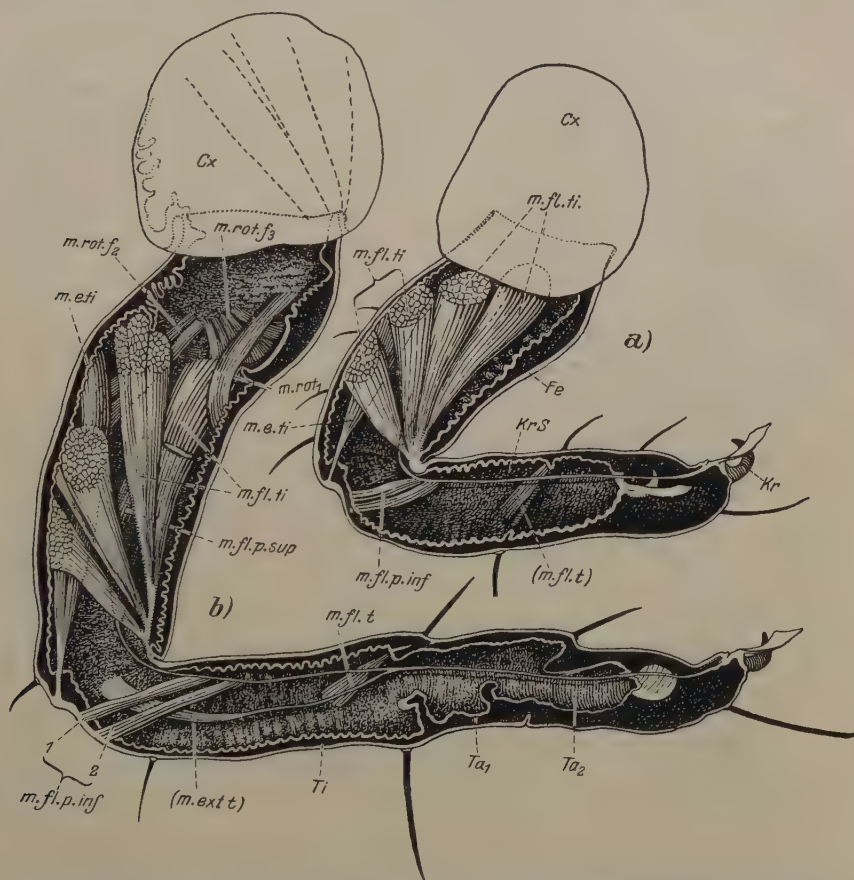


Abb. 19. *Psylla mali*. Rechtes Hinterbein der Larve, kurz vor der Häutung. Femur und Tibiotarsus durch einen Längsschnitt geöffnet, ventrale Hälfte der Haut entfernt, Muskeln belassen. Schnittflächen weiß. a 4. Stadium. b 5. Stadium.

$m.cox_2$ und $_3$ sind ungefähr gleich stark, zusammen aber schwächer als der $m.cox_1$.

Die sternalen Beinmuskeln (bm) gehen vom Sternum nach der Hüfte bzw. nach dem Femur. Die typische Zahl von Beinmuskeln, die sich bei allen Insekten wiederfindet, ist drei. Einer davon ($IIIbm_3$) geht nach dem Hinterrand, einer ($IIIbm_1$) nach dem Vorderrand der Hüfte, einer

(*IIIbm*₂) nach dem Femurrand bzw. der Trochantersehne. Letzterer ist ein Adductor des Femur. Alle drei kommen von der Furca.

Alle drei *M. pedales* finden sich, wie Abb. 18 c zeigt, im Metathorax der Larve, der *bm*₃ läßt sich nur in Schnittserien nachweisen und ist daher in Abb. 17 und 20 nicht eingezeichnet. Im fünften Larvenstadium werden diese Beinmuskeln erheblich verändert, insbesondere der *bm*₂, der der wichtigste Sprungmuskel der Imago wird (siehe S. 139).

γ) *Muskulatur des Stammes* (Abb. 18 c). Unter den Muskeln des Stammes können wir solche unterscheiden, die von der Furca ausgehen und solche, die nicht mit ihr in Beziehung treten. Zu den ersteren, die gerade bei der Larve von *Psylla* ungewöhnlich stark sind, kann man auch noch die *Musculi pedales* (*bm*₁₋₃) rechnen. Zu ihnen kommen:

*IIIzm*_{1, 2}, *Musculus furcae lateralis, primus und secundus*, Zwischenmuskeln zwischen Furca und Pleura. *zm*₁ geht vom Ende der Furca zum Pleuralhaken, *zm*₂ ebenfalls vom Ende der Furca zu dem hinter dem Pleuralhaken gelegenen Teil der Pleura.

*ism*_{1, 2}, *Musculus intersegmentalis dorsoventralis primus und secundus*, beginnen dicht nebeneinander am Ende des Furcaasts, gehen nach dem Hinterrande des Metatergums.

Die vier letztgenannten Muskeln, die strahlig von der Furca ausgehen, festigen die Segmentwände, indem sie in einem bestimmten Abstand voneinander halten. Ihnen entgegen wirkt der Binnendruck der Körperhöhle.

IIIvlm, *Musculus metasterni*, ist ein Intersegmentalmuskel, dessen Bündel strahlig von der Furcabasis nach dem Vorderrand des zweiten abdominalen Sternums gehen. Wahrscheinlich sind in diesem Muskel auch die Bündel des ersten abdominalen sternalen Längsmuskels aufgegangen.

Nicht mit der Furca in Beziehung stehen die folgenden Muskeln:

*IIIIdvm*_{1, 2}, *Musculus dorsoventralis primus und secundus*, gehen vom vordersten Teil des Tergums nach dem Sternum, an dem sie ziemlich weit lateral, dicht vor der Hüfte enden.

*IIIIdvm*_{4, 5}, *Musculus dorsoventralis quartus und quintus*, gehen vom hinteren Teil des Tergums nach dem Hinterrand der Hüfte.

*IIIIp*_{m1, 2}, *Musculus pleuralis primus und secundus*. Die beiden pleuraltergalen Muskeln, von denen der eine episternal, der andere epimeral ist, gehen vom seitlichen Teil des Tergums (Basis des Hinterflügels) nach dem Pleuralhaken.

*IIIIdlm*₁₋₃, *Musculus metanoti primus, secundus, tertius*, dorsale Längsmuskeln, deren Lage aus Abb. 18 c und 17 a hervorgeht.

Die Veränderungen, die mit der Muskulatur im Laufe des fünften Larvenstadiums vor sich gehen, können erst weiter unten, nach Besprechung der Imago, klargelegt werden, sie sind ziemlich tiefgreifend,

da der Metathorax der Imago als Träger der Sprungbeine, auch rein mechanisch betrachtet, von dem der Larve sich erheblich unterscheidet.

δ) Der *Funktion* nach können wir zwei Gruppen von Muskeln unterscheiden:

IIIdm₁₋₃, *IIIdvm_{1, 2}*, *IIIp_{m_{1, 2}}*, *IIIism_{1, 2}*, *IIIzm_{1, 2}*, *IIIvlm*. Diese Muskeln vermögen das Segmentlumen zu verändern, während die folgende Gruppe die Beinbewegungen besorgt:

IIIdvm_{4, 5}, *IIIBM_{1, 2}*, *IIIm.cox₁₋₃*, *IIIm.fl.ti*, *IIIm.ext.ti*, *IIIm.fl.p*.

IIIm.ext.t, *IIIm.fl.t* und *IIIm.rot.fem₁₋₃* bleiben bei der Larve funktionslos.

Für das Verständnis der Mechanik des imaginalen Thorax wichtig ist die zweite Gruppe, sie ermöglicht, wenn man den Bau der Gelenke des Beines berücksichtigt, folgende Bewegungen.

1. *Ein Rollen der Hüfte* in einer Achse, die annähernd senkrecht zur Medianebene steht. Die Drehung reicht nicht sehr weit, immerhin vermag sie das Bein, wenn es im Kniegelenk gebeugt ist, von vorn nach hinten zu schwenken. Die wirksamen Muskeln sind *bm₁* einerseits und *bm₃* samt *dvm_{4, 5}* andererseits, die Rückwärtsbewegung des Hinterbeines erfordert natürlich den größeren Kraftaufwand, da sie den Schub erzeugt.

2. *Rollen (und Flexion) des Femur*. Die Flexion (nach der Ventralseite) besorgen *bm₂* und *m.cox₁*, die Extension *m.cox₂* und *3*. Stärker sind naturgemäß die ersteren Muskeln.

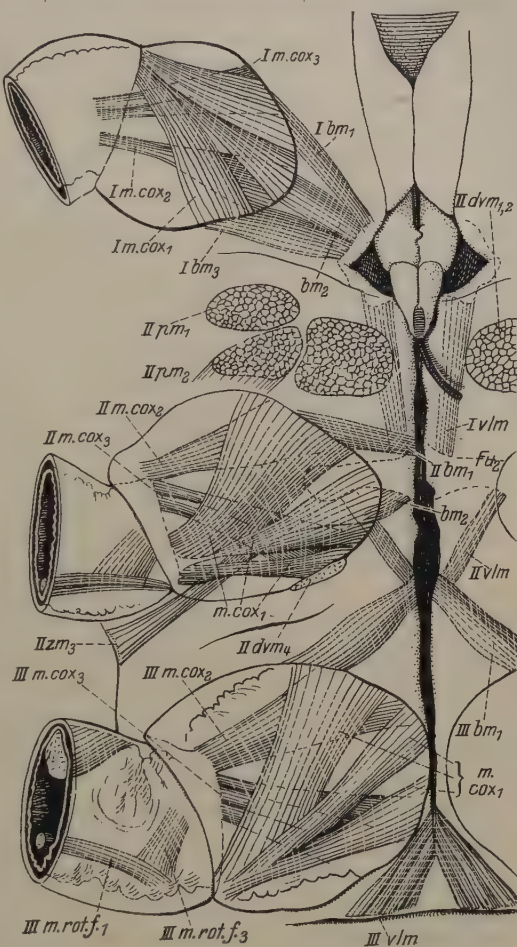


Abb. 20. Larve von *Psylla mali*, 5. Stadium. Ventralansicht des Thorax kurz vor der Häutung zur Imago. Muskeln eingezeichnet.

3. *Flexion und Extension des Tibiotarsus* durch *m.fl.ti* bzw. *m.ext.ti*.
4. *Flexion des Prätarsus* durch *m.fl.p*.

Weitaus am stärksten sind die Flexoren, die von ihnen betätigten Gelenke haben den größten Aktionsradius. Das Bein ist ein typisches Klammerbein, insofern seine Flexion in einer zur Medianebene *annähernd* senkrechten Ebene erfolgt, ganz im Gegensatz zur Imago (Sprungbein, siehe S. 137).

2. Der Mesothorax.

Das Skelett des Mesothorax ist gleich gebaut wie das des Metathorax, auch die Muskulatur zeigt nur geringe Unterschiede. Es würde zu weit führen, wenn um dieser Unterschiede willen nochmals alle einzelnen Muskeln beschrieben würden. Es sei daher hier auf die Tabelle I verwiesen, in der alle Muskeln aufgezählt sind und auf Abb. 18 b, die die Muskeln des Metathorax darstellt. Ferner sei noch erwähnt, daß schon im vierten Larvenstadium ein zunächst noch atypischer *IIdvm*₃ nach der Vorderkante der Hüfte geht, daß nur *ein dvm*₄ vorhanden ist und daß der *zm* in drei Portionen geteilt ist. Im fünften Stadium legen sich die pleuralen Beinmuskeln der Imago an.

Die Bewegung des Mittelbeines entspricht der des Hinterbeines, nur geschieht die Flexion in einer zur Medianebene *genau* senkrechten Ebene.

3. Der Prothorax.

Der Prothorax der Larve weicht erheblich von den anderen beiden Segmenten ab, ähnelt dafür aber mehr dem entsprechenden Segment der Imago, als das bei Meso- und Metathorax der Fall ist. Die Eigenschaften, die den Prothorax der Larve von dem der Imago *unterscheiden*, sind dieselben, die oben beim Metathorax zunächst angeführt wurden, die dorso-ventrale Abplattung und die abweichende Beingliederung. Davon gehört das erstere Merkmal zu den unter 3, das zweite zu den unter 1 auf S. 103 aufgeführten Kennzeichen.

Die Unterschiede zwischen dem Prothorax und den beiden anderen Segmenten der Larve liegen im Bau des Sternums und, neben dem Mangel an Flügelanlagen, in der etwas anderen Stellung der Coxen. Zwar ist die distale Öffnung der Vorderhüfte wie bei den anderen Segmenten im wesentlichen lateral gerichtet, die Drehungsachse der Hüfte steht aber nicht ganz senkrecht zur Medianebene. Der Ausschlag der Vorderhüfte erfolgt daher mehr nach vorn als nach hinten, dem entspricht die Tatsache, daß ein am Hinterrand der Vorderhüfte angreifender Dorso-ventralmuskel fehlt.

Das *Prosternum* ist infolge der Verlagerung des Vorderkopfes stark verändert. Der Vorderkopf drängt sich samt dem Labium in die Ventralfläche des Prothorax ein. Das Sternum wird dadurch auf die lateralen, später die membranösen Wülste *W* bildenden, zwischen Hüfte und

Vorderkopf gelegenen Teile (St_1 Abb. 17 c) beschränkt, seine medialen Teile werden eingefaltet und formen ein endoskelettales Gebilde um die Basis des Labium, an dem, wie Abb. 17 b und Abb. 18 zeigen, die Äste der Profurca noch als lateral und rückwärts gerichtete Fortsätze wohl zu erkennen sind (Fu_1).

Die *Muskulatur* ist, wie Tabelle 1 zeigt, weitgehend aufgelöst, es sind erheblich mehr Dorsoventralmuskeln vorhanden als in den anderen Segmenten. Die zahlreichen, an dem innenskelettalen Teil des Prosternums angreifenden Muskeln (Abb. 18 a) vermögen nicht nur das Prosternum, sondern mit ihm auch das Labium zu bewegen, das über eine eigene Muskulatur (außer den in Abb. 18 a ebenfalls sichtbaren $m.lab_{1-3}$) nicht verfügt. Auch in diesem Punkte stimmt die Larve mit der Imago überein. Was über die Halsregion und ihre Muskulatur zu sagen ist, wird unten bei Besprechung der Imago vorgebracht werden.

B. Der Thorax der Imago.

In zwei Punkten unterscheiden sich sämtliche Segmente des imaginalen Thorax gleichmäßig von denen der Larve.

Einmal sind die imaginalen Segmente mindestens so hoch wie sie breit sind, während die der Larve abgeflacht sind.

Zum zweiten ist bei der Imago die Dicke des Chitins durchaus nicht überall gleich, während der Thorax der Larve, abgesehen von den Beingenelenken, von einer fast gleichmäßig dicken Cuticula überzogen ist. Bei der Imago sind infolge der Ausbildung von abgegrenzten Skleriten auch die Segmentgrenzen weit deutlicher erkennbar als bei der Larve. Indessen sind die Sklerite auch bei der Imago längst nicht so deutlich von den Membranen unterscheidbar wie bei vielen anderen Insekten. Das rührt aber wohl hauptsächlich von der schwachen Pigmentierung der Chitinteile her, und weniger von der geringen Dicke und Festigkeit der Sklerite.

1. Der Prothorax.

a) *Das Skelett.* Der Prothorax der Imago ist infolge der Verlagerung des Vorderkopfes auf die Ventralseite ebenso verändert wie der der Larve, das Labium ist zum Prosternum in so enge Beziehung getreten, daß es wie ein Anhang des Prothorax erscheint. Normal gebaut sind dagegen die Propleuren und das Pronotum.

α) *Das Pronotum*, durch die breite, faltbare Nackenhaut vom Epicranium getrennt, bildet einen ziemlich schmalen Querwulst vor dem Mesonotum, der seitlich (Abb. 3) etwas ausgebeult ist. Diese vorgewölbten lateralen Teile stehen, wie Abb. 2 zeigt, in inniger Beziehung zum Episternum.

β) *Die Propleura* wird durch eine fast gerade Pleuralnaht in ein Episternum (*Eps*) und ein Epimerum (*Epm*) geteilt. Das Episternum ist

schmal und an seiner ventralen Vorderecke in einen spitzen Fortsatz ausgezogen, der, als letzter Rest der Sklerite der Kehlregion nach dem nach hinten gerichteten spangenartigen Fortsatz des Epicraniums hinzieht, ihn aber nicht erreicht (Abb. 4 b, KPl). Bei manchen Individuen (Abb. 4 a) scheint von diesem Fortsatz ein Stück abgetrennt; dieses, allerdings nur schattenhaft angedeutete Sklerit kann als Kehplatte bezeichnet werden. Von dem ebenfalls schmalen Epimerum ist durch einen membranösen Spalt ein hinteres Stück abgetrennt.

Der Pleuralnaht entspricht innen eine Pleuralleiste (PIL, Abb. 21), an der ein stumpfer Fortsatz den Pleuralhaken vertritt. Das untere Ende der Pleuralleiste bildet den pleuralen Hüftgelenkkopf; von diesem geht nach vorn eine schmale Spange, der Trochantinus *Tt*, dessen Spitze mit der Hüfte das zweite, trochantinale Hüftgelenk bildet.

Im Bau des Notums und der Pleura ähnelt *Psylla* weit mehr *Aphis* als *Cicada*, insbesondere, was die geringe Größe des Notums, das bei *Cicada* halbschildartig groß ist, und die fehlende Verbindung zwischen Pleura und Sternum betrifft. Das letztere Merkmal ist aber, wie uns *Apsylla cistellata* (Abb. 23 a, b) zeigt, bei den Psylliden durchaus selbstständig entstanden, denn bei *Apsylla* grenzt das Sternum noch mit breiter Fläche an das Episternum, es ist also deutlich eine präcoxale Brücke vorhanden.

Auch die Ähnlichkeit zwischen dem Pronotum von *Aphis* und dem von *Psylla* ist nur oberflächlich. Letzteres schließt sich eng an das Mesonotum an und ist vom Epicranium durch breite Membranstreifen getrennt, ersteres verhält sich gerade umgekehrt. Der enge Anschluß des Pronotums von *Aphis* an das Epicranium hängt mit der Bewegung des Kopfkomples zusammen, dessen Hebung, wie ich 1928 zeigen konnte, hauptsächlich durch die dorsale Intersegmentalmuskulatur zwischen Pro- und Mesothorax erfolgt. Bei *Psylla* dagegen, wo das Labium völlig unter dem Einfluß der Sternalmuskulatur des Prothorax steht, hat das Pronotum den engen Zusammenhang mit dem Mesothorax beibehalten, die dorsale Intersegmentalmuskulatur zwischen Meso- und Prothorax ist für die Bewegung des Kopfes völlig bedeutungslos geblieben. Da diese Eigenschaften zweifellos ursprünglich sind, müssen wir *in diesem Punkt* die Psylliden als den Aphiden gegenüber primitiv bezeichnen.

γ) *Das Prosterneum*. Während bei *Aphis* also das Pronotum in nähere Beziehung zum Kopf tritt, ist dasselbe bei *Psylla* mit dem Prosterneum der Fall. Von außen ist von ihm außer geringen Spuren von Skleriten (Abb. 6 a) und außer den zum Teil aus ihm hervorgegangenen Wülsten *W* nichts zu sehen. Sein größerer Teil ist, wie die Abb. 4, 5 und 6 zeigen, ins Innere des Körpers eingezogen und bildet die eigentliche Basis des Labiums, dessen Grundglied er von hinten her mit seiner umgestülpten Außenwand umfaßt. Blickt man von der Dorsalseite in die geöffnete

Körperhöhle hinein (Abb. 6 b), so erkennt man das Prosternum als längliches Gebilde, das seitlich ein Paar flache, hinten ein Paar gedrungene Fortsätze trägt. Vorn erfaßt es wie eine Zange die Basis der Crumena oder anders ausgedrückt, das Labium an der Grenze zwischen dem Basalglied und dem zweiten Glied. Jede Bewegung des Sternums muß infolge dieser engen Verbindung sich dem Labium mitteilen, bewegt sich das Sternum nach vorn, so muß der Winkel, den das zweite Glied mit dem Basalglied bildet, sich verkleinern, und vice versa. Welche Bedeutung das für die Bewegung der Stechborsten hat, habe ich a. a. O. schon dargestellt (1928).

* Die beiden seitlichen und hinteren Paare von Fortsätzen des Sternums, die oben schon genannt wurden, entsprechen zusammen der Profurca, wie man aus den an ihnen angreifenden Intersegmental- und Beinmuskeln schließen kann.

δ) Die Vorderhüfte ist ein kurzer, schief abgeschnittener Kegel und mit einer deutlichen Basicosta versehen. Ein sternales Hüftgelenk fehlt, die beiden pleuralen Gelenke (Pleural- und Trochantinalgelenk) erlauben der Hüfte eine Schwenkung nach vorn und seitlich.

ε) Das Vorderbein entspricht in Aufbau und Gliederung völlig dem Mittelbein, nur ist, infolge der eben geschilderten Gelenkverbindung der Coxa mit dem Stamm die Flexionsebene des Beines nicht senkrecht, sondern schief zur Medianebene. Dies bei der Larve schon kenntliche Merkmal ist bei der Imago deutlich ausgeprägt.

b) Die Muskulatur.

α) Muskeln des Labialsegments. Von segmentalen Muskeln des Labialsegmentes sind nur die im Labium gelegenen *m.lab.* erhalten.

β) Intersegmentale Muskeln zwischen Kopf und Prothorax (Abb. 22 a, b)

αα) Ventrale. *Ovlm.*

*Ovlm*₁₋₃. Der bei der Larve einheitliche *Ovlm* ist bei der Imago in drei Portionen geteilt, alle drei gehen vom seitlichen Fortsatz des Prosternums aus, der am weitesten dorsal gelegene geht nach dem Tentorium, die beiden anderen nach der Lamina maxillaris (Abb. 22 b).

ββ) Dorsale. *Odlm.*

*Odlm*₁ vom lateralen Teile des Pronotums nach dem medialen Teil des Hinterrandes des Epicraniums.

*Odlm*₂ vom medialen Teil der Vorderkante des Pronotums zum Hinterrande des Epicraniums.

*m.tent*₂ (*Odlm*₃). Vom Pronotum nach dem Tentorium (S. 94).

γγ) Schiefe. *Oism.*

*Oism*_{1, 2}. Vom Vorderrand des Pronotums nach der Seitenkante des Vorderkopfes. Bei der Larve ein Zug.

γ) *Segmentalmuskeln des Prothorax* (Abb. 22 a).

$\alpha\alpha$) *Dorsoventralmuskeln*, dem $Idm_{1,2}$, der Larve entsprechend.

$Idm_{1,2}$ vom seitlichen Teil des Pronotums zum seitlichen Teil des Prosternums. Retractoren des Labiums.

$\beta\beta$) *Pleuralmuskeln* Ipm .

$Ipm_{1,2}$ vom dorsalen Rand des Episternums bzw. Epimerums zur Coxa vor bzw. hinter dem pleuralen Hüftgelenk. pm_1 ersetzt in der Wirkung den fehlenden bm_1 ; pm_2 unterstützt den bm_3 .

$\gamma\gamma$) *Sternale Beinmuskeln* Ibm .

Der Ibm_1 der Larve ist verschwunden, die beiden anderen (Ibm_2 und $_3$) normal ausgebildet.

$\delta\delta$) *Zwischenmuskel* Izm .

Izm geht als einfacher Zug vom Pleuralhaken zur Furca.

2. Der Mesothorax.

Der Mesothorax ist der Träger der Vorderflügel und, da diese die Hauptarbeit beim Flug zu leisten haben, sehr kräftig. In der Seitenansicht (Abb. 2) erkennt man, daß das Tergum der weitaus größte Teil des Segmentes ist, es nimmt auf der Dorsalseite fast das Doppelte des Raumes ein, den das Sternum auf der Ventralseite einnimmt.

Lateral liegt vor dem Vorderrand des Mesothorax das zu ihm gehörige erste thorakale Stigma, das von einem Peritrema umgeben ist (*Peri*).

a) *Das Skelett des Stammes*.

α) Das *Mesotergum* besteht, wie gewöhnlich bei den Insekten (SNODGRASS, WEBER), aus einem Notum und einem Postnotum. Das *Notum* zerfällt in die drei Abschnitte Präscutum, Scutum und Scutellum.

Das Präscutum Psc_2 bildet den vordersten Teil des Notums, es ist ungefähr gleichschenkelig dreieckig und schiebt sich mit seiner abgestumpften Spitze ziemlich tief unter das Pronotum, so daß sich hier eine Falte bildet, deren Wände, eng aneinander geschlossen, zusammen das Mesopräphragma bilden (Phr_1). Die Schenkel des Dreiecks laufen lateral- und ventralwärts in eine zum Episternum führende prätergale Brücke, den Tergalarm Ta aus, dessen hinterer Kante ein stark gewölbtes polsterartiges, innen in einen hebelartigen Fortsatz Hb auslaufendes Gebilde Po_1 anliegt.

Das Scutum Sc_2 , das vom Präscutum äußerlich (Abb. 3) nur undeutlich, innerlich aber durch ein Paar kräftiger Leisten, die Parapsiden Pps (Abb. 21) getrennt ist, bildet den größten Abschnitt des Tergums. Es ist seitlich jederseits in einen ziemlich spitzen Fortsatz ausgezogen, der dem vorderen Tergalhebel (THa), der übrigen Insekten entspricht. Ein Tergalspalt ist nur ganz leicht angedeutet (Abb. 21), ein hinterer Tergalhebel ist dagegen so wenig wie ein hinteres tergales Flügelgelenk vor-

handen. Die tergale Artikulation des Flügels weicht also vom Schema (siehe S. 128) ziemlich erheblich ab.

Das *Scutellum* ScL_2 ist, wie die Innenansicht (Abb. 21) zeigt, vom Scutum durch eine wohl entwickelte V-Leiste abgegrenzt, äußerlich ist die ihr entsprechende Naht aber nur in der Lateralansicht deutlich erkennbar (Abb. 2), medial ist sie verwischt (Abb. 3). Das Scutellum bildet einen medialen Höcker, von dem nach links und rechts je ein Wulst bis zum Flügel läuft. Die Hinterränder des Höckers sowohl wie der Wülste sind umgeschlagen und gehen (Abb. 21), eine Falte bildend, in die Vorderwand des Postphragmas über. Die seitlichen Teile des Scutellums sind durch Membranen vom Scutum getrennt und sehr deutlich quer gerunzelt, so daß sie wie ein Metallschlauch erscheinen.

Das *Postnotum* ist vom Postphragma nicht zu trennen. Von der Seite gesehen, erscheint es als ein Band, das, medial vom Scutellum verdeckt ist und erst weiter lateral sichtbar wird. Es bildet eine posttergale Brücke zum Epimerum und ist mit diesem völlig verschmolzen. Nach hinten geht das Postnotum ohne Naht in das Mesopostphragma über, dessen Form am besten aus Abb. 21 und 24 hervorgeht. Man sieht, daß es zweizipflig und hinten mit sehr starken Versteifungsleisten versehen ist. Es geht von der ganzen Hinterkante des Postnotums ins Innere des Körpers und reicht dementsprechend an den Seiten bis zum Episternum herunter. Auch zum Episternum führt von ihm aus eine Versteifungsleiste. Im ganzen bildet es eine tiefe Falte, seine Hinterwand, die sich dicht an die Vorderwand legt, geht in das Metanotum über.

Der Bau des Mesotergums ist innerhalb der Gruppe der Psylliden völlig gleich. *Apsylla cistellata*, das sonst einen von *Psylla* stark differenten Typ verkörpert, zeigt nach CRAWFORD (siehe Abb. 23) keine wesentlichen Unterschiede gegenüber *Psylla*. Das darf uns nicht verwundern, denn ein Vergleich von *Psylla* mit *Cicada* zeigt uns, daß auch zwischen diesen beiden Formen im Bau des Mesotergums eine unverkennbare nahe Ähnlichkeit besteht. Diese äußert sich in der Vorherrschaft des Scutums gegenüber dem Scutellum, in dessen Zurückdrängung über den Hinterrand des Notums hinaus, in der gleichen Ausbildung des Tergalarmes und in einer, allerdings weniger deutlichen Ähnlichkeit des Flügelgelenks. Vor allem aber ist bei beiden das Mesopostphragma sehr ähnlich, es ist in der Seitenansicht nach vorn, nicht wie gewöhnlich bei den Insekten, die den Mesothorax stärker als den Metathorax entwickelt haben, nach hinten gerichtet. Das letztere hängt mit der bei beiden Formen gleichen Entwicklung des lateralen dorsalen Längsmuskels $IIdlm_2$ zusammen. Der einzige Unterschied ist der bei beiden etwas verschiedene Verlauf der Parapsiden, in diesem Punkt ähneln die Aphiden *Cicada* mehr als *Psylla*.

Wir sehen also, daß sowohl *Psylla* wie *Apsylla*, was den Bau des

Mesotergums betrifft, annähernd auf der gleichen Entwicklungshöhe wie *Cicada* stehen und müssen, wenn wir beide mit *Aphis* vergleichen, im Sinne BÖRNER'S ablehnen, daß die Aphiden und die Psylliden dem gleichen Seitenzweig der Cicadinen entsprungen sind. *Aphis* hat einen typisch primitiven Tergalspalt, ein typisch primitives, nach hinten gerichtetes Postphragma und dementsprechend auch annähernd typische dorsale Längsmuskeln. Die Abzweigung der Aphiden vom Cicadinenstamm ist

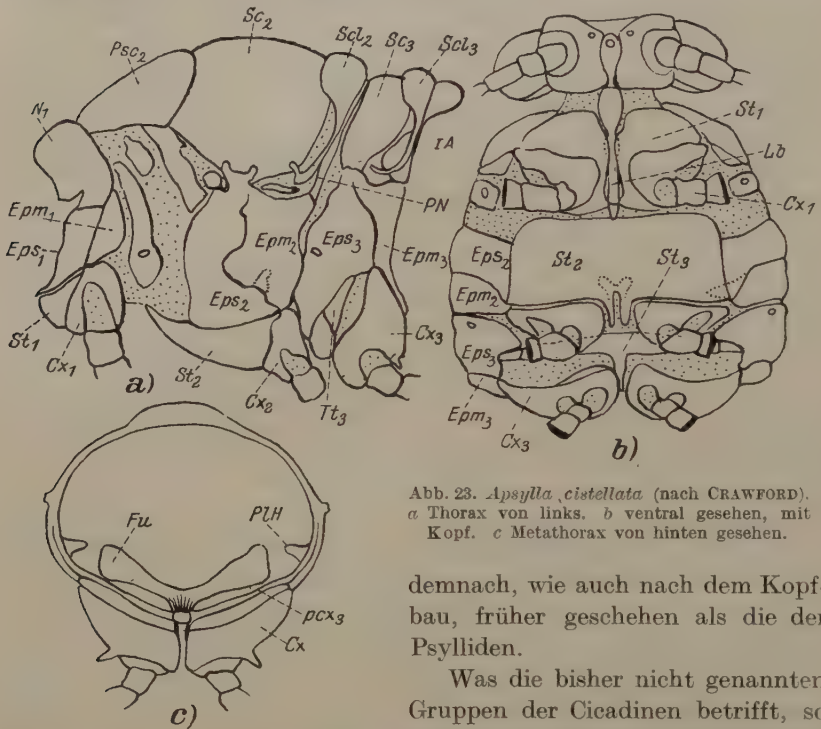


Abb. 23. *Apsylla cistellata* (nach CRAWFORD).
a Thorax von links. b ventral gesehen, mit Kopf. c Metathorax von hinten gesehen.

dennach, wie auch nach dem Kopfbau, früher geschehen als die der Psylliden.

Was die bisher nicht genannten Gruppen der Cicadinen betrifft, so stehen sie teilweise im Bau des Mesotergums höher als die Cicadiden. Bei den Cercopiden z. B. ist das Scutellum weit nach hinten in Gestalt eines Zipfels ausgezogen und ähnelt dadurch dem Scutellum mancher Wanzen, das ja bekanntlich sogar bis zur Hinterleibsspitze sich ausdehnen kann. Es scheint sich hier aber sicher um Konvergenzerscheinungen zu handeln. *Cicada* selbst hat also manche primitiven Eigenschaften besser bewahrt als andere Cicadinen. vielleicht kann man auch die den Aphiden ähnliche Stellung der Parapsiden als ein solches primitives Merkmal ansehen. Dann müßte man freilich annehmen, daß die Cicadiden ebenfalls früher vom Cicadinenstamme sich loslösten als die Psylliden. Wir werden auf diese Fragen weiter unten noch einzugehen haben.

β) Die *Mesopleura* (Abb. 2, 4, 21). Die Pleura bildet den lateralen Teil des Segments. Ihre Dorsalkante ist vorn gerundet und sehnenartig

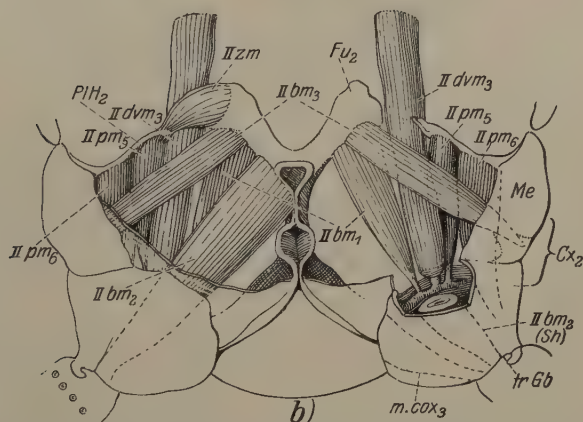
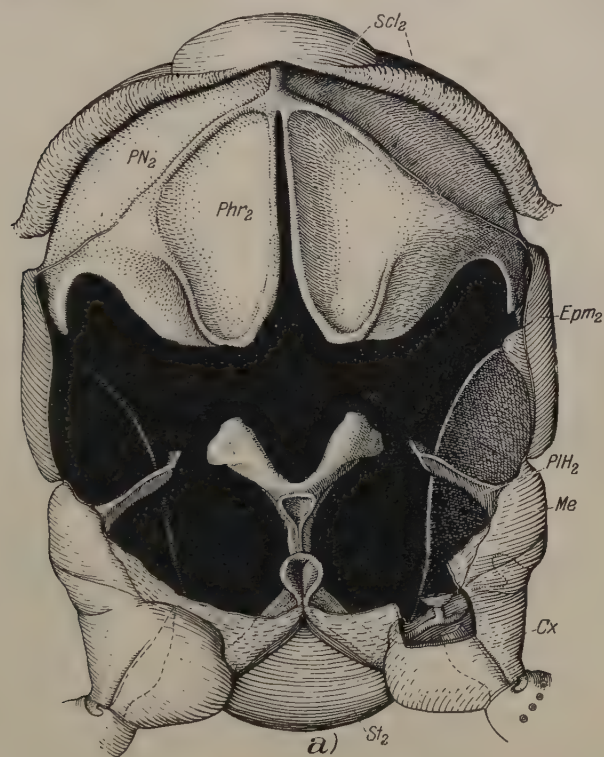


Abb. 24. Mesothorax der Imago von *Psylla mali*, von hinten gesehen. a Skelett. Aus der Hüfte ist ein Teil des Hinterrandes ausgeschnitten, um das Innere zu zeigen. b ventraler Teil von a mit den Muskeln. Schnittflächen weiß.

nach innen umgebogen. Sie steht durch den Tergalarm in Verbindung mit dem Präscutum. Weiter hinten folgt eine membranöse Bucht, an die sich der *pleurale Flügelgelenkkopf* (*pl.F. G.K*) anschließt. Dieser besteht aus einem starken platten Stamm, an dessen Vorderkante ein trapezförmiges Basalare (*par₁*, Episternalgelenkplatte) artikuliert, dorsal erhebt sich der eigentliche Gelenkkopf, der dem Mittelgelenkstück des Flügels als Lager dient. Im weiteren Verlauf geht die Dorsalkante ohne Naht in die Vorderkante des Postnotums über. Beide umschließen eine membranöse Bucht, in der das Subalare (*par₂*, Epimeralgelenkstück) liegt.

Die Vorderkante der Pleura ist gerade und setzt sich in die Vorderkante des Sternums fort, die Hinterkante ist die ventrale Fortsetzung der Hinterkante des Postnotums. Gegen das Sternum ist die Pleura durch eine innen als Leiste ausgeprägte Naht (*GrN*) abgegrenzt. An der Stelle, wo die Leiste den Hinterrand der Pleura trifft, liegt der pleurale Hüftgelenkkopf. Von diesem aus gehen dorsal zwei blind endende innere Leisten, eine nach vorn, die als Pleuralleiste zu bezeichnen ist, und an ihrem Ende einen kräftigen spitzen Fortsatz, den Pleuralhaken (*PIH*, Abb. 21) trägt. Die andere Leiste, die offenbar eine sekundäre Neubildung zur Versteifung der Pleura ist, geht senkrecht nach oben (*sN*).

Daß die letztere Leiste nichts mit der ursprünglichen Pleuralleiste zu tun hat, ergibt sich mit voller Sicherheit, wenn man *Apsylla* zum Vergleich heranzieht (Abb. 33). Man sieht, daß hier eine zwar ungewöhnlich gebogene, aber ununterbrochene Pleuralleiste vom pleuralen Hüftgelenk zum Flügelgelenk läuft. Ihr Anfangsteil ist nach vorn gerichtet und trägt den Pleuralhaken, an genau derselben Stelle, wo er bei *Psylla* sitzt. Im weiteren Verlaufe ist die Leiste bei *Psylla* offenbar verwischt. Die sekundäre Naht *sN* fehlt bei *Apsylla*, sie ist offenbar bei *Psylla* sekundär gebildet und stellt keineswegs die Grenze zwischen Episternum und Epimerum dar. Das Epimerum ist also größer als es den Anschein hat, eine sichere Abgrenzung ist aber nur im ventralen Teile der Pleura möglich.

Aphis und *Cicada* unterscheiden sich im Bau der Pleura so sehr von *Psylla*, daß ein Vergleich kaum Erfolg verspricht. Gemeinsam ist allen drei Formen der krummlinige Verlauf der Pleuralnaht und die Bildung eines membranösen Spalts zwischen Tergalarm und Flügelgelenkkopf. Letzterer ist bei *Psylla* allerdings nur angedeutet, bei *Aphis* dagegen am deutlichsten, wohl im Zusammenhang damit, daß der Tergalarm sehr weit ventral am Episternum angreift. In diesem Punkte, wie in dem völligen Mangel an einem Subalare erweist sich *Aphis* als weiter vom Grundschemata entfernt als *Psylla* und *Cicada*. Die Aphiden haben also seit ihrer Abspaltung vom Cicadinenstamm ihre eigene Entwicklungsrichtung eingeschlagen, die Pleura von *Aphis* liefert den Beweis für BÖRNER'S Ansicht, daß die Aphiden den Psylliden nicht näher verwandt sind als den Cicadinen.

γ) *Das Mesosternum.* Das Sternum besteht aus einem breiten Querband, von dem ein medialer, kreisförmiger Teil durch Innenleisten abgegrenzt ist (Abb. 4), und aus einem Paar von nach hinten gerichteten Fortsätzen.

Diese letzteren bilden die sternalen Hüftgelenkköpfe und dienen der Furca als Basis. Der ziemlich einfache Bau der Mesofurca, die sich von der Larve kaum unterscheidet, ist aus Abb. 34 ersichtlich (Fu_3). Irgendwelche Andeutungen der ursprünglichen Abteilungen des Ster-

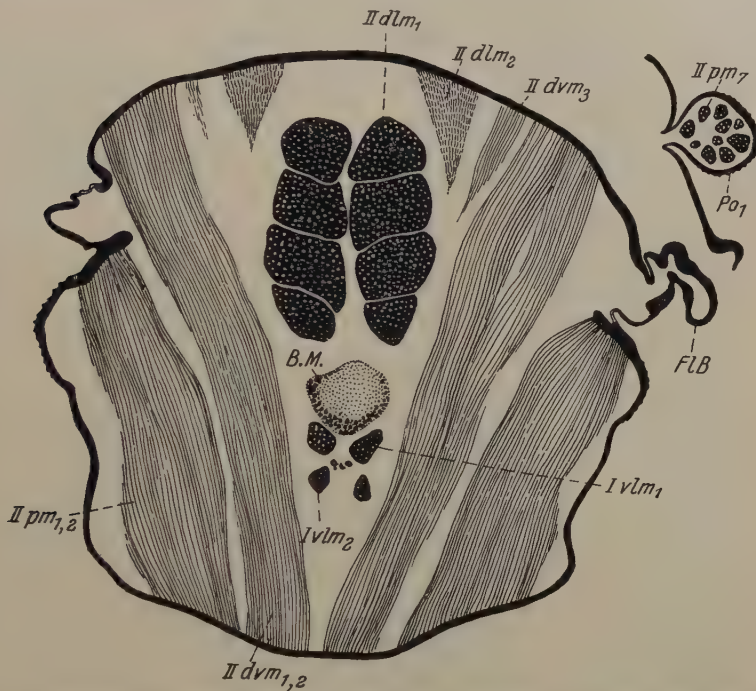


Abb. 25. *Psylla mali*, Imago. Querschnitt durch den Mesothorax. a durch die Flügelwurzel b vor der Flügelwurzel, Ausschnitt.

nums (WEBER 1928) sind nicht zu erkennen. Die Leisten, die den medialen Teil abgrenzen, sind natürlich sekundärer Natur, sie verlaufen in die Basis der Furca und charakterisieren sich dadurch als dem medianen Grat von *Aphis* analoge, aber wahrscheinlich nicht homologe Versteifungsleisten.

b) *Das Bein.*

Die querstehende Coxa, deren Bau aus Abb. 24 und 27 hervorgeht, ist proximal weit offen und durch ein pleurales und ein sternales Gelenk mit dem Stamm verbunden. Von ihrer Vorderfläche ist ein schmales Basicoxale durch eine leistenförmige Basicosta abgegrenzt. Auf der

Basicosta steht die pilzförmige Sehne des *Idvm*₃. Die Hinterfläche der Hüfte bildet in ihrem lateralen Teile ein deutlich durch eine Meralnaht abgetrenntes Meron (*M*), das ziemlich weit dorsal ausgedehnt ist und einem pleuralen (epimeralen) Hüftmuskel zum Ansatz dient. Der Meralnaht entspricht innen eine mit einem Fortsatz versehene Leiste. (Zum Bau der Hüfte siehe WEBER 1928.)

Der *Trochanter* ist mit der Hüfte durch ein dikondyles Gelenk verbunden, dessen Gelenkköpfe vorn bzw. hinten liegen (*TrGa*, *TrGb*).

Der relativ kurze *Femur* ist mit der längeren *Tibia* ebenfalls durch ein dikondyles Gelenk, das Kniegelenk verbunden.

Der Bau des Tarsus stimmt weitgehend mit dem des Metatarsus überein. Die Unterschiede sind aus Abb. 26 zu entnehmen, wir werden auf sie weiter unten noch zurückkommen müssen.

Auch die vergleichende Betrachtung des Sternums kann erst weiter unten, nach Besprechung des Metathorax stattfinden.

c) Das Flügelgelenk.

Die Flügel der Psylliden sind bereits von BÖRNER ausführlich genug vergleichend besprochen und abgebildet worden, so daß wir uns auf eine Besprechung der Gelenke beschränken können, von denen noch so gut wie nichts bekannt ist.

Nur ganz wenige Adern sind, wie Abb. 3 zeigt, an der Bildung der Flügelbasis beteiligt. Die eine, die in der Mitte der Flügelfläche liegt, ist, nach BÖRNER, aus der Radial-, der Cubital- und der Medialader verschmolzen, sie soll der Kürze halber als Mittelader bezeichnet werden. Den Vorderrand des Flügels bildet die Costalader, den Hinterrand die in zwei Äste sich aufspaltende Analis.

Die gelenkige Verbindung dieser Adern mit dem Stamm vermitteln die Gelenkstücke (Axillaria, SNODGRASS), unter denen wir der Herkunft nach drei Gruppen zu unterscheiden haben (nach VOSS):

1. Tergalgelenkstücke, stammen vom Tergum,
2. Pleuralgelenkstücke, stammen von der Pleura,
3. Flügelgelenkstücke *s.str.*, stammen vom Flügel selbst und sind daher im Gegensatz zu den beiden anderen doppelschichtig.

Die ursprüngliche Anordnung der Gelenkstücke ist nach SNODGRASS und meinen Arbeiten so, wie in Tabelle 1 und 2 im Grundriß bzw. Aufriß dargestellt. Zum Vergleich sind die Tabellen 3—6, die in entsprechender Anordnung die Flügelgelenke von *Psylla* und *Aphis* (letzteres nach WEBER 1928) wiedergeben, beige druckt. Die genaueren Einzelheiten des Grund- und Aufrisses zeigen die Abb. 28 *a* und *b*: Die Costa bildet dicht bei der Flügelbasis eine tiefe Bucht, biegt dann nach vorn um, verschmilzt mit dem ebenfalls nach vorn gebogenen basalen Teil der Mittelader zu einem Komplex, in dem auch die im übrigen nicht mehr

nachweisbare Subcosta enthalten sein muß. An die mediale und ventrale Seite dieses Komplexes legt sich die laterale Kante des Mittelgelenkstückes (Ax_2), das zu den Flügelgelenkstücken *s.str.* gehört. Es steht mit seiner ventralen Fläche dem pleuralen Flügelgelenkkopf auf, steht

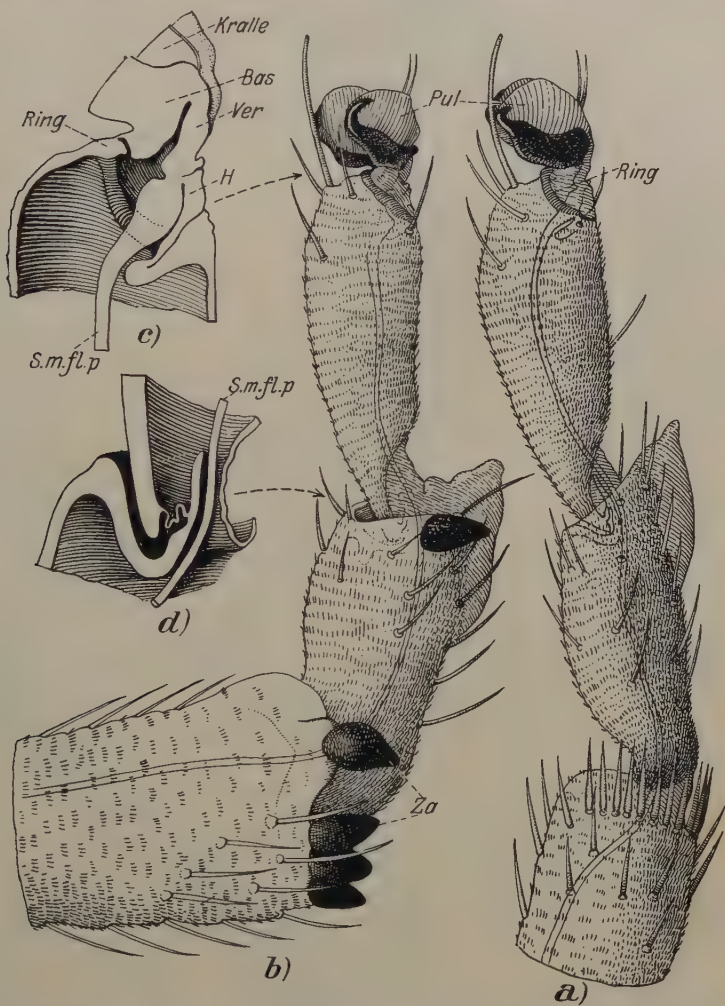


Abb. 26. *Psylla mali*, Imago. *a* Ende der Schiene und Tarsus des Mittelbeins, *b* des Hinterbeins, *c* Prätarso-Tarsalgelenk, längs, *d* Gelenk zwischen 1. u. 2. Tarsalglied, längs.

zudem mit dem Basalare in gelenkiger Verbindung und artikuliert an seiner Medialkante mit dem vorderen Tergalgelenkstück Ax_1 , das sich zwischen das Mittelgelenkstück und den vorderen Tergalhebel *TH* schiebt. Das dorsal aufgebogene Hinterende des Mittelgelenkstückes steht

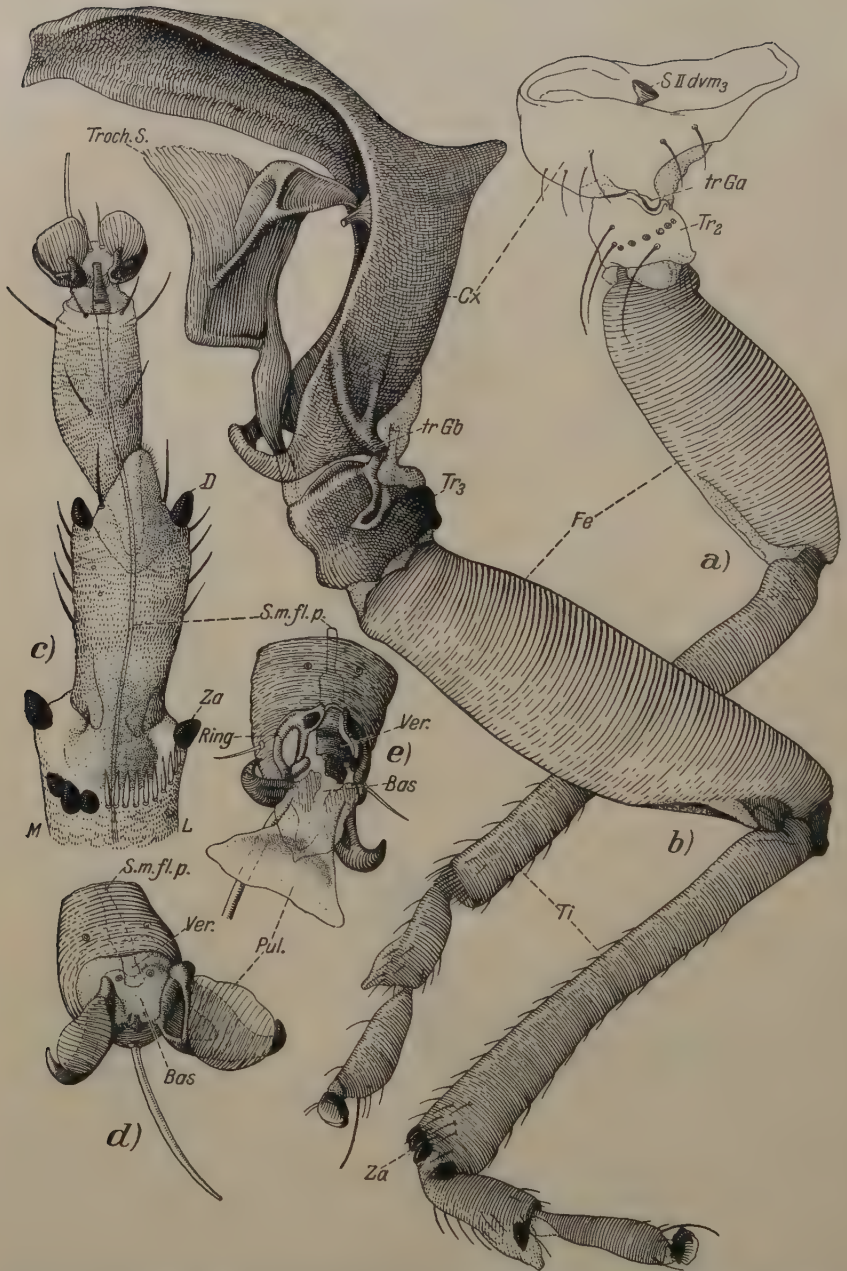


Abb. 27. *Psylla mali*, Imago. *a* linkes Mittelbein, Vorderansicht. *b* rechtes Hinterbein, Ergänzung zu Abb. 21 (morphol. Hinterseite). *c* Tarsus und Tibienspitze des Hinterbeins von der Sohlenseite. (*M* = Medialseite, *L* = Lateralseite.) Tarsus und Prätarsus des Hinterbeins von der Spitze gesehen. *e* Larve. 4. Stadium, Tarsus und Prätarsus des Hinterbeins wie *d* gesehen.

in Gelenkverbindung mit dem ebenfalls zu den Flügelgelenkstücken *s.str.* gehörigen Analwurzelstück. Das letztere liegt ohne Gelenkverbindung mit dem Scutum in dessen membranöser lateraler Fläche, sein distales Ende artikuliert mit der Basis der Analis. Die ventrale Flügelfläche steht durch die beiden pleuralen Gelenkstücke Basalare (Episternalgelenkstück *Par*₁) und Subalare (Epimeralgelenkstück *Par*₂) in straffer Verbindung mit der Pleura, die Gelenkverbindung mit der Pleura übernimmt aber das Mittलगelenkstück allein. Dieses bildet, wie sein Name schon sagt, den Mittelpunkt des ganzen Gelenks, alle übrigen Gelenkstücke sind mit ihm verbunden. An seiner Außenseite liegt noch ein kleines dreieckiges Zusatzgelenkstück (*Zus*, Abb. 28 *b*), das meines Wissens bei anderen Insekten nicht vorkommt, an seiner Ventralseite greift eine starke, in Abb. 28 *b* gestrichelt eingetragene Sehne an.

Es ist noch zu erwähnen, daß vor der Flügelbasis ein vermutlich der Tegula anderer Insekten entsprechendes Polster (*Po*₂) liegt.

Eine vergleichende Besprechung des Flügelgelenkes kann erst weiter unten, nach Behandlung der Muskulatur und der Mechanik stattfinden, vorläufig mag ein Hinweis auf die Tabellen 1—6, in denen alles Wesentliche enthalten ist, genügen. (Weiteres S. 156.)

d) Die Muskulatur (Abb. 22, 23).

a) Intersegmentalmuskeln zwischen Meso- und Prothorax.

αα) dorsale *Idlm*.

*Idlm*₁, *Musculus pronoti*. Zieht als sehr kurzer, parallelfaseriger Zug vom Pronotum nach der Vorderfläche des Mesopräphragmas.

ββ) ventrale *Ivlm*.

*Ivlm*₁, *Musculus prosterni primus*. Von der Hinterkante der Profurca nach der Vorderkante der Mesofurca.

*Ivlm*₂, *Musculus prosterni secundus*, wie der erste, aber lateral von ihm gelegen.

Beide Muskeln sind auch bei der Larve vorhanden, liegen aber, wie Abb. 31 *a* und *b* zeigen, deutlich übereinander, nicht nebeneinander, so daß sie in der Ventralansicht (Abb. 20) wie ein Muskelpaar aussehen. Die Muskeln vermögen das Prosternum nach hinten zu ziehen und üben daher auch ihren Einfluß auf das Labium.

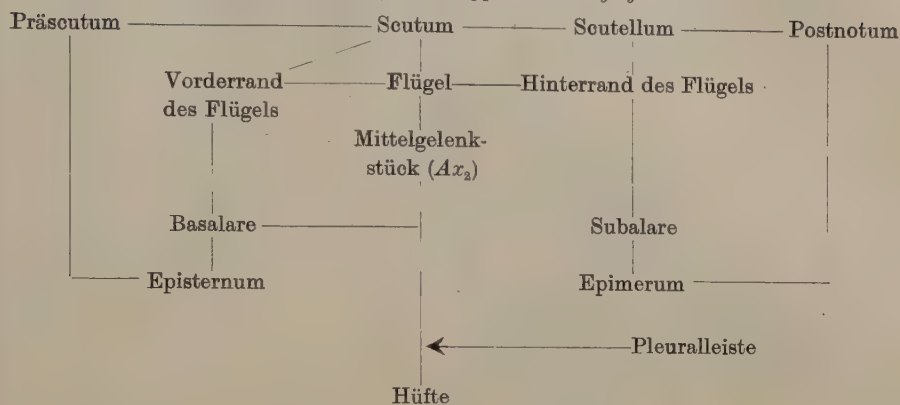
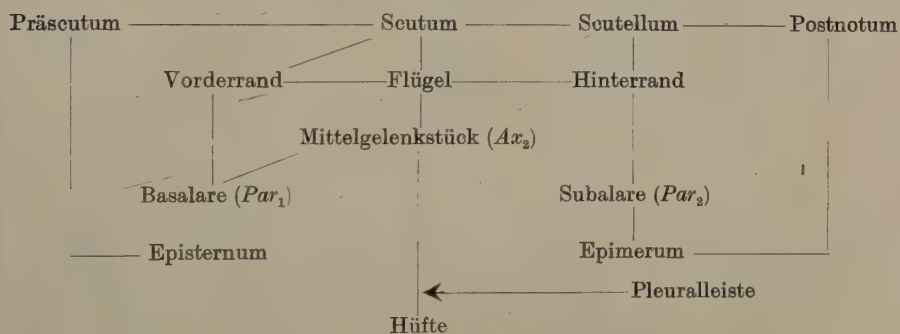
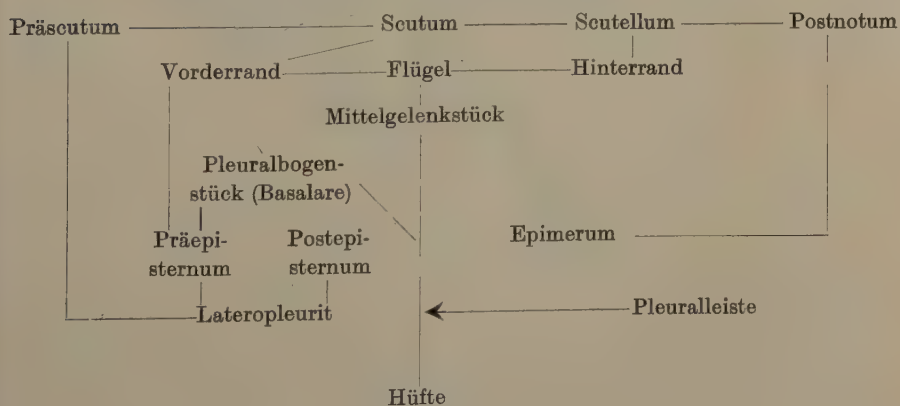
β) Segmentalmuskeln des Mesothorax.

αα) Dorsoventralmuskeln, *Ildvm*.

*Ildvm*₁ und ₂, *M. dorsoventralis mesothoracis primus und secundus*.

Beginnen am Sternum und zwar nimmt ihre Ansatzstelle den kreisförmigen medialen Teil völlig ein. Von hier aus gehen sie dorsalwärts und lateralwärts (Abb. 25) und enden ziemlich weit lateral am Scutum, dicht hinter den Parapsiden.

Abb. 18 zeigt, wie noch bei der 4. Larve die Richtung dieser Muskeln

Tabelle 2. *Aufriß eines typischen Flügelgelenks.*Tabelle 4. *Aufriß des Vorderflügelgelenks von Psylla.*Tabelle 6. *Aufriß des Vorderflügelgelenks von Aphis.*

ganz anders ist, ihre Ansatzstelle am Sternum liegt hier ziemlich weit lateral, am Tergum enden sie wohl auch lateral, aber der Medianlinie scheinbar näher als bei der Imago. Schon bei der 5. Larve ändert sich

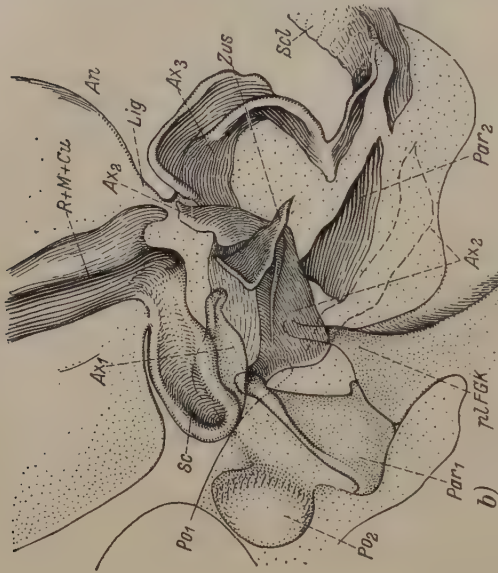
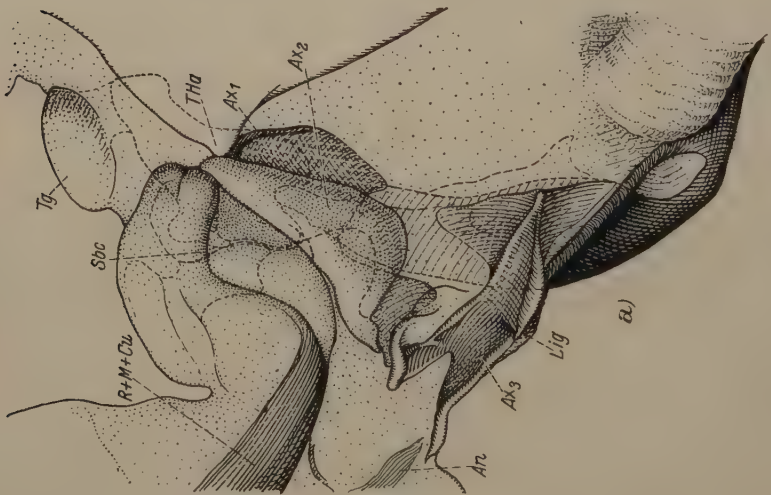


Abb. 28. *Pezomachus nalis*, Imago. Gelenk des linken Vorderflügels.
a Dorsalansicht. Ausschnitt aus Abb. 3, stärker vergrößert. Flügel
horizontal. b Seitenansicht, bei gehobenem Flügel.



das, wie Abb. 31 a zeigt und zwar wie es scheint, dadurch, daß der mediale Teil des Sternums sich einfaltet. So rücken die sternalen Ansätze der gleichzeitig stark wachsenden Muskeln medialwärts und erreichen schließlich die Medianlinie. So werden sie zu den, für die Mehrzahl der

geflügelten Insekten typischen indirekten Flügelhebern, sie flachen das Tergum ab und heben in der seit GRABER bekannten Weise die Flügelfläche. Die Muskeln sind aber bei *Psylla* wie bei *Cicada* relativ schwach und werden offenbar unterstützt von den weiter unten beschriebenen *IIdm*₂.

*IIdm*₃, *M. dorsoventralis tertius mes.* ist ein Muskel, der erst im 4. Larvenstadium sich bildet und bei der Larve atypisch bleibt; während die vorgenannten Muskeln wenigstens einen typischen Faserkern haben, um den herum sich allerdings Faserschichten anlagern, die zunächst atypisch sich verhalten. Der Muskel beginnt am Scutum dicht hinter *IIdm*₂ und endet in der beschriebenen pilzförmigen Sehne am Vorderrand der Mittelhüfte (Abb. 24 a, b).

Der bei der Larve vorhandene hintere dorsoventrale Hüftmuskel (*dvm*₄) fehlt bei der Imago, im Gegensatz zu *Aphis*. Bei letzterer ist er (WEBER 1928), wie bei sehr zahlreichen Insekten, im Meso- und Metathorax vorhanden, unstreitig wieder ein primitives Merkmal. Dagegen stimmen *Aphis* und *Psylla* in einem anderen Punkt überein. Ihnen beiden fehlt nämlich ein dorsoventraler Trochantermuskel völlig. Ein solcher Muskel ist bei den Lepidopteren im Meso- und Metathorax vorhanden, bei einigen Hemipteren kommt er im Metathorax vor (siehe unten), muß also wohl auch beim Urhemipteron vorhanden gewesen sein.

ββ) *Pleuralmuskeln IIm* (Abb. 22).

*IIm*_{1, 2}, *M. pleuralis pr. und sec. mes.* sind sternal-pleurale, episternale Flügelmuskeln, sie beginnen am Sternum lateral von den *IIdm*_{1, 2} und enden an dem nach innen umgeschlagenen Dorsalrand des Episternums, sowie am Basalare. Die Muskeln sind Pronatoren und vermutlich auch Senker des Flügels, außerdem sicher bei der Steuerung beteiligt. Sie werden in der ersteren und der letzteren Aufgabe unterstützt von dem kleinen

*IIm*₇, *M. pl. septimus mes.*, der, von der gewölbten Innenfläche des Polsters *Po*, und dem dazugehörigen Hebel *Hb* konvergentfaserig nach hinten, an die Flügelbasis geht.

Adduktoren des Flügels und außerdem Steuermuskeln sind die Züge, die unter dem Namen

*IIm*₃, *M. pleuralis tertius mes.* zusammengefaßt sind. In Abb. 22 ist nur der Hauptzug eingezeichnet, der von der Dorsalfläche des Pleuralhakens zum Subalare geht. Je ein schwächerer Zug geht nach der Sehne, die am Mittelgelenkstück angreift und nach einer, vom vorderen Tergalhebel nach unten gehenden Sehne.

Weitere, unter dem Namen *IIm*₄ zusammengefaßte Muskelzüge gehen von der Fläche des Epimerums nach dessen Dorsalkante.

*IIm*₅ und ₆ gehen von der Ventralseite des Pleuralhakens nach der Hüfte und sind in Abb. 24 deutlich zu erkennen.

γγ) Zwischenmuskel.

Iizm., *M. furcae lateralis mes.* verbindet den Pleuralhaken mit dem Ende des Furcaastes (Abb. 22, 24), er hat die wichtige Aufgabe, die Pleuren im richtigen Abstand voneinander zu halten und kann, indem er sie etwas einander nähert, möglicherweise auch seinen Einfluß auf die Stellung des Flügelgelenkes ausüben.

δδ) Sternale Beinmuskeln IIBM.

IIBM_{1, 2, 3}, *M. pedalis mesothoracis primus, secundus, tertius*, deren Bau aus Abb. 24 klar genug hervorgeht, sind wie bei der Larve beschaffen.

εε) Eigene Muskeln des Beines.

Die eigenen Muskeln des Beines sind wie im Metathorax gebaut. Nur die Coxalmuskeln, von denen nur *M. cox₁* und *2* erhalten sind, sollen hier schon erwähnt werden, eine genauere Besprechung findet sich auf S. 142.

γ) Intersegmentalmuskeln zwischen Meso- und Metathorax.

αα) Dorsale IIdlm. Zu ihnen gehören die wichtigsten indirekten Flugmuskeln, die sich erst im letzten Larvenstadium anlegen und bis zur letzten Häutung atypisch bleiben.

IIdlm₁, *M. mesonoti primus* geht von der Innenfläche des Präscutums zur Vorderfläche des Postphragma. Er wölbt das Tergum hoch und senkt dabei den Flügel.

IIdlm₂, *M. mesonoti secundus*. Wie für die Cicaden, so ist auch für die Psylliden charakteristisch, daß der laterale dorsale Längsmuskel nicht den *IIdlm₁*, sondern im Gegenteil den *IIdvm_{1, 2}* unterstützt. Der Muskel kann infolge der eigentümlichen Lage des Phragmas und der innigen Verbindung desselben mit dem Epimerum das Tergum abflachen, denn er geht vom lateralen Teil der Vorderfläche des Phragmas, praktisch also vom sternalpleuralen Komplex, nach dem lateralen Teil des Scutums, kreuzt also den *dlm₁* (Abb. 22). Er besteht aus zwei Portionen.

ββ) Ventrale fehlen, sie werden, im Zusammenhang mit der Umbildung der Metafurca, im letzten Larvenstadium atrophiert.

γγ) Schiefe, IIism. Der Muskel der aus dem *IIism₁* und *2* verschmolzen ist, geht von der Furca nach dem Zipfel des Phragmas (Abb. 22). Er hält das Phragma in seiner Lage. Die Wölbung des Mesotergums durch den *IIdlm₁* muß also in der Hauptsache im vorderen Teil vor sich gehen, was sich auch schon daraus ergibt, daß zwischen Phragma und Notum ein Gelenk bzw. eine weichhäutige Strecke eingeschaltet ist. Bei der Kontraktion des *IIdlm₁* bleibt also das Phragma relativ zum Sternum und der Pleura unbewegt, das Präscutum wird gegen das Scutum gewinkelt und dabei hebt sich, da der Tergalarm den vorderen Teil des Tergums von der Pleura in bestimmtem Abstand hält, das tergale Flügelgelenk, die Flügelfläche senkt sich. Durch die Kontraktion der *IIdvm_{1, 2}* und *IIdlm₂* wird diese Bewegung rückgängig gemacht, der Flügel hebt

sich. Einzelheiten hierzu siehe WEBER (1928), dort ist auch ein Vergleich zwischen *Aphis* und *Cicada*, deren Flügelbewegung der von *Psylla* annähernd entspricht, durchgeführt. Hier sei nur erwähnt, daß bei *Aphis* der Vorgang ganz anders ist, daß das Phragma mit dem Episternum ein Gelenk bildet und dementsprechend auch funktionell völlig zum tergalen Komplex gehört. Das Phragma bewegt sich daher bei der Kontraktion des *IIIdm*₁ mit, der Dorsoventralmuskel besorgt allein, ohne Unterstützung durch den sehr schwachen *IIIdm*₂, die Hebung des Flügels.

Zusammenfassend kann über den Mesothorax gesagt werden, daß er morphologisch und funktionell weitgehend dem der Cicaden ähnlich ist. Nur im Bau der Pleura und des Präscutums zeigen sich erhebliche Unterschiede, die aber die Psylliden keineswegs den Aphiden nähern; vielmehr erscheinen gerade in diesen Punkten die Psylliden mehr als die Cicadiden von den Aphiden verschieden.

3. Der Metathorax.

Durchaus eigenartig ist dagegen der Metathorax der Psylliden. Wohl ist, wie durchweg bei den Homopteren, der Hinterflügel reduziert, das Tergum dementsprechend wenig umfangreich, die indirekte Flugmuskulatur ohne Bedeutung, dafür sind aber die Hinterbeine als Sprungbeine ausgebildet und dementsprechend sind die pleuralsternalen Partien ungewöhnlich stark und eigentümlich entwickelt. Das Besondere ist, daß die wichtigsten Muskeln der Sprungbeine nicht im Femur liegen, zum Unterschied von den Saltatorien und zahlreichen anderen springenden Insekten (Erdflöhe z. B.), daß vielmehr die Sprungbewegung in der Hauptsache im Hüfttrochantergelenk erfolgt, die Sprungmuskulatur im Innern des Segments gelegen ist. Die Muskeln haben aber keinerlei Beziehung zum Tergum oder zur Pleura, sondern gehen ausschließlich vom Sternum aus. Das unterscheidet die Psylliden von den springenden Cicadinen (von denen ich Vertreter der Cercopiden und Jassiden daraufhin prüfte) und scheinbar auch von den Aleurodiden (siehe unten). Es scheint, daß die Fähigkeit des Springens bei den Cicadinen und Psylliden und wohl auch bei den Psylliden und Aleurodiden genetisch nicht zusammenhängt, daß also diese Fähigkeit innerhalb der Homopterenreihe polyphyletisch in Erscheinung trat, was für die Hemipterensystematik von großer Bedeutung sein dürfte.

Während das Skelett des Metathorax mehr oder weniger eingehend und nicht ganz übereinstimmend schon von WITLACZIL, STOUGH, BRITAIN und MINKIEWICZ behandelt wurde, ist die Muskulatur fast ganz unbeachtet geblieben, nur WITLACZIL erwähnt sie flüchtig. Auf sie wird daher im folgenden besonderer Wert gelegt werden.

Es sei hier zunächst erwähnt, daß am Vorderrand der Lateralfäche des Metathorax das zweite thorakale Stigma liegt (*Stg*₂).

a) Das Skelett des Stammes (Abb. 2, 3, 21, 29).

a) *Das Metatergum.* Das Tergum besteht aus einem Notum und einem Postnotum. Das letztere ist mit dem Tergum des ersten Abdominalsegments untrennbar verschmolzen. Das Notum bildet, wenn man es von der Dorsalseite betrachtet, ein Band quer über den Rücken. Der vordere Teil dieses Bandes, das Scutum (*Sc*₃) ist vorn flach bogenförmig ausgeschnitten und legt sich dem Hinterrande des Mesopostphragmas eng an. Seitlich ist das Scutum jederseits in einen Tergalhebel ausgezogen, der ganz ähnlich wie der des Mesothorax gebaut ist. Der hintere Teil des Notums, das Scutellum, ist äußerlich nicht deutlich vom Scutum abgesetzt, innen ist die Grenze scharf markiert durch eine wohlausgebildete V-Leiste, die lateral in den Hinterrand des Notums ausläuft (Abb. 21).

Der laterale Teil des Scutellums, der wulstig und quer gerunzelt ist wie im Mesothorax, ist vom Scutum durch eine membranöse Vertiefung getrennt und läuft in den Hinterrand des Flügels aus (Flügelligament).

Der trapezförmige, mit einem unpaaren und zwei paarigen Höckern versehene Komplex, der sich ans Metanotum eng anschließt, besteht aus dem Postnotum und aus dem Tergum des 1. Abdominalsegments, was sich schon daraus ergibt, daß der in Abb. 22 erkennbare *Iadlm* sich über den Komplex hinzieht. Seine Vorderkante läuft in eine seitliche Verlängerung aus, die nach der Seitenfläche des Körpers umbiegt und in zwei ziemlich schmale Chitinstreifen sich spaltet. Der vordere führt zum Epimerum des Metathorax und stellt also die im geflügelten Segment allgemein übliche posttergale Verbindung zwischen Postnotum und Pleura her. Der hintere Streifen legt sich eng an die postcoxale Brücke und trägt das erste abdominale Stigma (*StgI*, Abb. 2), er stammt also vom ersten Abdominalsegment und stellt dessen Pleura dar (das Sternum ist reduziert). Die beiden an der Basis verbundenen Streifen zeigen uns, daß tatsächlich der oben genannte dorsale Komplex aus dem Postnotum und dem ersten abdominalen Tergum zusammengesetzt ist.

β) *Die Metapleura.* Die Pleura ist ziemlich schwach und so sehr abgeleitet, daß man Episternum und Epimerum nicht voneinander zu trennen vermag. Glücklicherweise liefert aber auch hier wieder *Apsylla* (Abb. 23) den Schlüssel zum Verständnis. Gehen wir von Abb. 23 aus, so sehen wir, daß die Hinterhüfte von *Apsylla* zwar etwas weiter dorsalwärts sich erstreckt als die Mittelhüfte, daß sie aber in der Form sich von letzterer nicht unterscheidet. Dem entspricht eine normal ausgebildete Pleura, Episternum und Epimerum sind durch eine gerade Pleuralleiste getrennt. Das Epimerum entsendet eine Zunge hinter die Hüfte, die, mit dem Sternum Verbindung aufnehmend, eine postcoxale Brücke bildet (*pcx*). Das ventrale Ende der Pleuralleiste bildet das pleurale Hüftgelenk, an das Episternum legt sich vor dem letzteren ein dreieckiger Trochanter (*Tt*), der ein zweites, trochantinales Gelenk mit der Hüfte bildet.

Außerdem bildet das Episternum eine präcoxale Brücke zum Sternum, das eine zwar große, aber durchaus normalgeformte Furca trägt. Wir sehen, die sternopleuralen Teile des Metathorax samt der Hinterhüfte unterscheiden sich nur unwesentlich von denen des Mesothorax, sind

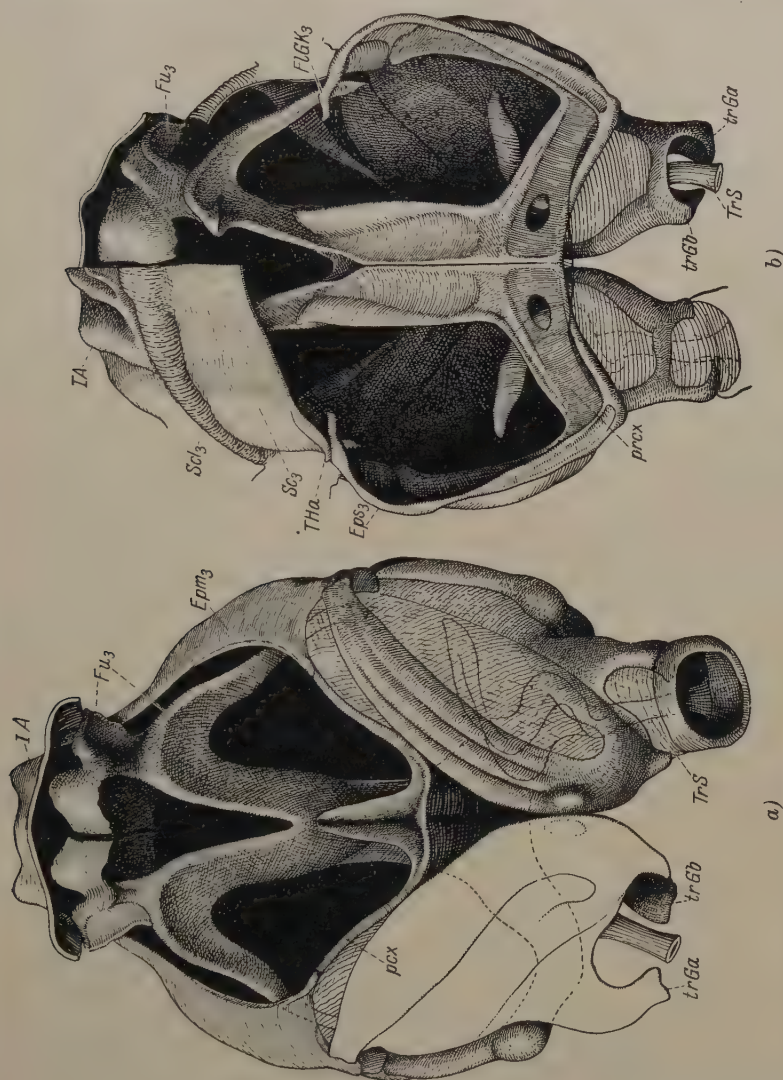


Abb. 29. *Psylla mali*, Imago. Metathorax, Skelett. a) Metathorax von hinten gesehen. Abdomen und linker Trochanter, sowie Beine und Flügel entfernt. Körperhöhle schwarz. b) Metathorax von vorn gesehen. Vorderer Teil der linken Hälfte des Tergums entfernt, ebenso linker Trochanter. Flügelaussatz nur angedeutet, Körperhöhle schwarz.

sogar eher primitiver gebaut als diese, abgesehen von der Vergrößerung der Hüfte und der Furca. In den beiden letzten Eigenschaften zeigt sich andeutungsweise die Entwicklungstendenz, deren letzte Folgerung der Metathorax von *Psylla* ist.

Bei *Psylla* bildet die Pleura ein relativ schmales Band (Abb. 2), das, hinter der Mittelhüfte beginnend, nach hinten oben läuft und durch die oben erwähnte Brücke mit dem Metapostnotum verbunden ist. Eine sehr schmale postcoxale (pcx_3) und eine breitere präcoxale Brücke ($prcx_3$) führen zum Hinter- bzw. Vorderende des Sternums, von einer Pleuralleiste ist aber keine Spur vorhanden. Ihre ursprüngliche Lage können wir nur vermuten, wenn wir vom pleuralen Flügelgelenkkopf, der als dorsaler Fortsatz der gewölbten Vorderkante der Pleura deutlich erkennbar ist, nach dem pleuralen Hüftgelenk ($plHG$) eine Linie ziehen. Die Verbindungslinie, die etwa die Lage der Pleuralleiste angibt, läuft horizontal, da das pleurale Hüftgelenk infolge der Vergrößerung der Hüfte sehr weit dorsal gerückt ist. Die ventrale (hintere) Kante des unterhalb dieser Linie gelegenen Episternums ist leistenartig verdickt und mit dem sehr langen Trochantinus (Tt_3) eng verbunden. Dieser erinnert in der Form lebhaft an den Trochantinus von *Apsylla* und artikuliert auch wie dieser mit der Hüfte.

γ) *Das Metasternum*. Das Sternum besteht aus einem sehr schmalen, aber sehr stark chitinierten und gratförmig verdickten medianen Teil, von dessen Vorderende nach den Episterna die ebenfalls starken, mit hohen Graten versehenen präcoxalen Brücken gehen. Vom hinteren Ende gehen die schwächeren postcoxalen Brücken nach den Seiten und nach oben und erreichen die Epimera. An ihre Hinterkante legt sich eng der oben erwähnte, das erste abdominale Stigma tragende pleurale Fortsatz des ersten abdominalen Tergums. Auf dem medianen Teil des Sternums erhebt sich die ungeheuer starke Furca, deren Form am besten aus Abb. 21 und 29 hervorgeht. Wir können an ihr eine, vorn jederseits flügelartig verbreiterte unpaare Basis und ein Paar dieser aufsitzender Gabeläste unterscheiden, die sich bis dicht unter das Tergum ausdehnen und sehr kompliziert gebaut sind. Jeder von ihnen zerfällt in mehrere, teils spitz zulaufende, teils plattenartig verbreiterte Zweige, von denen ein lateraler, nach der Seite und nach unten gerichteter besonders bemerkenswert ist, weil er wahrscheinlich dem ursprünglichen, zum Pleuralhaken sich hinziehenden Ende der Furca entspricht.

b) Das Skelett des Beines.

Die von der Pleura und dem Sternum freigelassenen, ausgedehnten lateralen Teile der Ventralfläche des Segmentes werden von den enorm vergrößerten Hüften eingenommen, die sich auch weit dorsalwärts erstrecken. Auch ihr Bau geht am besten aus Abb. 29 hervor, zum Vergleich sind die Abb. 2, 21 und 27 heranzuziehen. Die letztere zeigt nur die chitinenen Teile der Hüfte.

Nur ganz distal bildet die Hüfte einen geschlossenen (bei manchen Individuen nur annähernd) Ring. Dieser trägt die beiden Gelenkköpfe, die die Trochantergelenke bilden und von denen der laterale (ursprüng-

lich hintere, *tr Gb*) der kräftigere ist. Hier ist schon zu erwähnen, daß die Verbindungslinie dieser beiden Gelenke nicht, wie das normal ist, annähernd parallel, sondern annähernd senkrecht zur Längsachse des Körpers steht. Von dem lateralen Gelenkkopf geht nach dem Trochantin eine mit diesem artikulierende starke Leiste. Der hintere Teil des Hüft-ringes ist breit und trägt eine nach hinten gerichtete, dornartige Spitze, den *Meracanthus* (*Mer*). Die medialen sowie die lateralen Flächen der Hüfte bleiben größtenteils membranös und nur die Hinterfläche ist stark chitiniert und durch kräftige Längsleisten versteift. Dieser Teil der Hüfte legt sich eng an die postcoxale Brücke und endet im pleuralen Hüftgelenk. Die Beweglichkeit der Hüfte gegenüber dem Stamm ist aber nur gering, sie beschränkt sich auf eine leichte Drehbarkeit um die ventrale Kante des Episternums, bzw. des Trochantinus.

Um so größer ist die Beweglichkeit des Trochanters. Die beiden beschriebenen distalen Gelenkköpfe der Hüfte passen in Gelenkpfannen, die vom Trochanter gebildet werden und so entsteht ein dikondyles Gelenk, das dem Trochanter und damit dem ganzen Bein eine Drehung um annähernd 180° in einer zur Medianebene parallelen Ebene gestattet.

Der Trochanter selbst ist ein stark chitinisierter, hinten niedrigerer Zylinder, an dessen Proximalwand vorn und hinten je eine Sehne angreift. Die vordere Sehne ist die auch bei anderen Insekten häufig vorhandene Trochantersehne *TrS*, sie ist ungewöhnlich stark und besteht, wie Abb. 27 zeigt, aus einem Stiel und einer abgeflachten, kompliziert gebauten Fahne. Die hintere Sehne ist kurz und weniger kräftig.

Der Femur ist nicht viel dicker als der des Mittelbeines, aber erheblich länger. Er ist einer Torsionsbewegung um den Trochanter fähig und mit der Tibia durch ein stark gebautes, dikondyles Gelenk verbunden. Dieses Gelenk weist eine besondere, dem entsprechenden Gelenk des Mittelbeines fehlende Einschnappvorrichtung auf.

Während die Tibia des Mittelbeines an ihrem distalen Ende nur einen Kranz von ziemlich dünnen Borsten hat, stehen beim Hinterbein an dieser Stelle fünf kurze, sehr starke stark pigmentierte Zapfen, die beim Abstemmen von der Unterlage wie Hufe wirken und deren unsymmetrische Verteilung aus Abb. 27 *c* hervorgeht. Die von den Zapfen freigelassenen Zwischenräume werden von Borsten ausgefüllt.

Die beiden Tarsalglieder haben eine sehr schlanke Basis, am Sohlenteil des ersten Gliedes ist terminal eine weichhäutige Blase vorhanden, die beim Mittelbein etwas kleiner ist als beim Hinterbein und die funktionell wohl den Sohlbläschen der Aphiden entspricht. Links und rechts von dieser Blase liegt beim Hinterbein nochmals je ein starker Zapfen, der, wenn der Tarsus die Normalhaltung einnimmt (Abb. 26 *b*), die gleiche Richtung hat wie die tibialen Zapfen und sie in ihrer Aufgabe unterstützt.

Das letzte Tarsenglied ist bei allen drei Beinpaaren gleich gebaut, am Ende schief abgestutzt und mit einem chitinösen Ring versehen, an dem der Prätarsus artikuliert. Das Gelenk zwischen dem ersten und dem zweiten Tarsalglied ist in Abb. 26 *d* dargestellt, es zeigt sich, daß das erste Tarsenglied, dorsal weit nach innen eingefaltet, die Gelenkpfanne für den Proximalrand des zweiten Gliedes und weiter innen eine enge Öse für die Sehne des Krallenbeugers bildet. Der dorsale Teil dieser Öse ist sehr glatt und stellt eine Gleitfläche für die Sehne dar. Das Gelenk zwischen dem zweiten Tarsenglied und dem Prätarsus zeigt Abb. 26 *c*, man sieht, daß die terminal verdickte Sehne des Krallenbeugers durch ein Vermittlungsstück *Ver* auf das unpaare Basalstück der Krallen einwirken kann. Diesem Basalstück (*Bas*) sitzen die Krallen, wie Abb. 27 *d* zeigt, mit breiter Basis auf, sie unterscheiden sich nur unwesentlich von denen der Larve (27 *e*), artikulieren auch wie diese an ihrer Außenkante mit dem Chitinring (*Ring*). Dagegen ist der unpaare Pulvillus der Larve bei der Imago in ein Paar von Lappen aufgelöst (*Pul*), die sich dicht an die Krallen anschließen und also ganz den Charakter des Pulvillus aufgegeben haben. Sie sind glasartig durchsichtig, mit feinen Verdickungstreifen versehen und liegen, von der breiten Basis der Krallen ausgehend, deren distalem Teil so eng an, daß sie wie flache Auswüchse der Krallen aussehen.

Bei der aktiven Beugung der Kralle durch den Krallenmuskel wird das Basalstück derselben angezogen, das Vermittlungsstück wird samt der auf der Sohlenseite gelegenen, distal anschließenden Chitinlamelle *H* (Abb. 26 *c*) ins Innere gezogen, soweit die Elastizität der betreffenden Teile reicht. Die Folge ist eine gegenseitige Annäherung der Krallen und eine Beugung des Prätarsus. Beim Nachlassen des Muskelzuges muß die Bewegung durch die Elastizität der genannten Teile (und den Widerstand der Unterlage) selbsttätig wieder rückgängig gemacht werden.

c) Das Flügelgelenk,

dessen Bau im wesentlichen dem des Mesothorax entspricht, aber erheblich einfacher ist, zeigt Abb. 3.

d) Die Muskulatur.

Von den Muskeln des Metathorax sind nur die Beinmuskeln interessant, die übrigen können kurz abgehandelt werden (siehe Tabelle 7).

a) Intersegmentalmuskeln (Abb. 22).

αα) Dorsale IIIIdlm. Nur ein Paar vorhanden, von der Hinterwand des Mesopostphragmas nach dem Hinterrand des Metascutellums gehend.

ββ) Ventrale fehlen.

γγ) Schiefe, IIIism_{1,2}. Ein Zug von der Basis der Furca nach dem Postnotum, ein Zug von der Dorsalseite des Furcaastes nach dem hinteren Rand des Scutellums gehend. Entsprechen dem *IIIism_{1,2}* der Larve.

β) *Segmentale Muskeln.*

αα) *Dorsoventralmuskeln*, *IIIIdvm*, ein ziemlich starker Zug vom Scutum zur präcoxalen Brücke.

ββ) *Pleuralmuskeln*, *IIIpm* (Abb. 22 c), *IIIpm₁* geht vom Trochanter an den Rand des Episternums, an dem er vor dem pleuralen Flügelgelenkkopf endet. *IIIpm_{2,3}* gehen vom Trochanter nach dem hinter dem Flügelgelenkkopf gelegenen Teile des Flügelgelenks. *pm₁* ist ein Pronator, *pm_{2,3}* sind Adduktoren des Hinterflügels. Pleurale Hüftmuskeln fehlen wie bei der Larve.

γγ) *Sternale Beinmuskeln*, *IIIbm* (Abb. 22, 30).

IIIbm₂. Der Muskel, der als *Musculus pedalis secundus* zu bezeichnen ist, ist in zahlreiche Einzelbündel zerlegt, diese bilden ein großes und ein kleineres Bündel und gehen vom terminalen Teil der Fahne der Trochantersehne, und zwar von ihrer dorsalen Fläche dorsalwärts und enden, indem sie nach den Seiten und nach hinten divergieren, an der Ventralseite der sämtlichen Teile des Furcaastes. Das abgeteilte kleine Bündel geht an die Ventralseite eines nach vorn gerichteten, in Abb. 21 sichtbaren Vorsprungs der Furca.

IIIbm₁ beginnt ebenfalls noch an der Fahne der Trochantersehne, geht als parallelfaseriger Zug an die Hinterfläche des basalen Teiles der Furca.

IIIIm.cox₁b + c. Zu diesen beiden Muskeln tritt ein Coxalmuskel, der bei der Larve noch als solcher erkennbar ist, bei der Imago aber infolge der Einfaltung der Trochantersehne an diese zu liegen kommt (siehe S. 152). Er geht vom Stiel der Sehne nach den Hinterflächen der flügelartig verbreiterten vorderen Teile der Furcabasis.

Alle diese Muskeln ziehen den Trochanter nach vorn und bewirken so den Sprung.

IIIbm₃ ist schwächer als die vorhergehenden, geht von der Hinterfläche der Furcabasis nach dem medialen Rand des hinteren Teiles der Hüfte und vermittelt deren geringfügige Drehung zum Rumpf (Abb. 30).

δδ) *Eigene Muskeln des Beines.*

IIIIm.cox₂. Den an der Trochantersehne angreifenden Muskeln wirkt der *Musculus coxalis secundus* entgegen, der aus mehreren Zügen besteht. Diese gehen von der Hinterfläche der Hüfte aus und vereinen sich in der am Hinterrand des Trochanters angreifenden Sehne. Der Muskel vermag nach dem Sprung das Bein in die Ausgangslage zurückzuführen.

IIIIm.cox₁, *M. coxalis primus*, greift von der lateralen Hüftfläche kommend neben der Trochantersehne am Trochanter an, ist kurz, konvergentfaserig und vermag wohl eine geringfügige rollende Bewegung des Trochanters herbeizuführen.

IIIIm.rot.fem₁₋₃ (Abb. 30). Die beim fünften Larvenstadium (siehe S. 108) vom *m.fl.ti* abgespaltenen Trochantermuskeln bestehen bei der Imago aus drei Zügen, von denen zwei im Trochanter selbst liegen, einer

Tabelle 7. Muskelhomologien bei den 3 letzten Stadien von *Psylla* und der Imago von *Aphis*.

Psylla mali 4. Larvenstadium				Psylla mali 5. Larvenstadium				
	O	I	II	III	O	I	II	III
Eigene Muskeln des Beines	—	(I fl. t.)	(II fl. t.)	(III fl. t.)	—	(I fl. t.)	(II fl. t.)	(III fl. t.)
	—	I fl. p. sup.	II fl. p. sup.	III fl. p. sup.	—	I fl. p. sup.	II fl. p. sup.	III fl. p. sup.
	—	I fl. p. inf.	II fl. p. inf.	III fl. p. inf.	—	I fl. p. inf.	II fl. p. inf.	III fl. p. inf.
Coxalmuskeln	—	—	—	—	—	(I ext. t.)	(II ext. t.)	(III ext. t.)
	—	—	—	—	—	(I rot. fem.)	(II rot. fem.)	(III rot. fem.)
	—	—	—	—	—	(I rot. fem.)	(II rot. fem.)	(III rot. fem.)
	—	—	—	—	—	(I rot. fem.)	(II rot. fem.)	(III rot. fem.)
	—	—	—	—	—	(I fl. ti.)	(II fl. ti.)	(III fl. ti.)
Sternale Beinmuskeln	—	I ext. ti.	II ext. ti.	III ext. ti.	—	I ext. ti.	II ext. ti.	III ext. ti.
	—	I m. cor ₁	II m. cor ₁	III m. cor ₁	—	I m. cor ₁	II m. cor ₁	III m. cor ₁
	—	I m. cor ₂	II m. cor ₂	III m. cor ₂	—	I m. cor ₂	II m. cor ₂	III m. cor ₂
	—	I m. cor ₃	II m. cor ₃	III m. cor ₃	—	I m. cor ₃	II m. cor ₃	III m. cor ₃
	—	—	—	—	—	—	—	—
Zwischenmuskeln	—	I bm ₁	II bm ₁	III bm ₁	—	I bm ₁	II bm ₁	III bm ₁
	—	I bm ₂	II bm ₂	III bm ₂	—	I bm ₂	II bm ₂	III bm ₂
	—	I bm ₃	II bm ₃	III bm ₃	—	I bm ₃	II bm ₃	III bm ₃
Pleural-episternal-epimeral-muskeln	—	I zm	II zm ₁	III zm ₁	—	I zm	II zm ₁	III zm ₁
	—	—	II zm ₂	III zm ₂	—	—	II zm ₂	III zm ₂
	—	—	II zm ₃	—	—	—	(II zm ₃)	—
Segmentale Dorsoventralmuskeln	—	I pm ₁	II pm ₁	III pm ₁	—	I pm ₁	II pm ₁	III pm ₁
	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—
Dorsoventrale Intersegmentalmuskeln	?	I dm ₁	II dm ₁	III dm ₁	?	I dm ₁	II dm ₁	III dm ₁
	O dm ₁	I dm ₂	II dm ₂	III dm ₂	O dm ₁	I dm ₂	II dm ₂	III dm ₂
	—	I dm ₃₋₅	(II dm ₃)	—	—	I dm ₃₋₅	—	—
Ventrale Längsmuskeln	O ism	I ism ₁	II ism ₁	III ism ₁	O ism	I ism ₁	II ism ₁	III ism ₁
	—	I ism ₂	II ism ₂	III ism ₂	—	I ism ₂	II ism ₂	III ism ₂
	O vlm	I vlm _{1,2}	II vlm _{1,2}	III vlm	O vlm	I vlm _{1,2}	II vlm _{1,2}	III vlm
Dorsale Längsmuskeln	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—

<i>Psylla mali</i> Imago				<i>Aphis fabae</i> geflügeltes ♀ n. WEBER 1928					
	O	I	II	III	O	I	II	III	
Eigene Muskeln des Beines	—	I fl. t ₁₋₅ I fl. p. sup. I fl. p. inf. _{1,2} I ext. t.	II fl. t ₁₋₅ II fl. p. sup. II fl. p. inf. _{1,2} II ext. t.	III fl. t ₁₋₅ III fl. p. sup. III fl. p. inf. _{1,2} III ext. t.	—	—	—	—	—
	—	I rot. fem ₁	II rot. fem ₁	III rot. fem ₁	—	—	—	—	—
	—	I rot. fem ₂	II rot. fem ₂	III rot. fem ₂	—	—	—	—	—
	—	I fl. ti. I ext. ti. I m. cor ₁ I m. cor ₂ I m. cor ₃	II fl. ti. II ext. ti. II m. cor ₁ — II m. cor ₃	III fl. ti. III ext. ti. III m. cor ₁ — III m. cor ₃	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Coxalmuskeln	—	—	—	—	—	—	—	—	
Sternale Beinmuskeln	—	—	—	—	—	—	—	—	
Zwischenmuskeln	—	—	—	—	—	—	—	—	
Pleuralmuskeln	—	I pm ₁	II pm _{1,2}	III pm ₁	—	I pm ₂ ?	II pm ₁₋₅	III pm ₁	
	—	I pm ₂	II pm ₅	—	—	I pm _{3,4}	II pm ₆₋₈	III pm ₂	
	—	—	II pm _{3,4}	III pm _{2,3}	—	—	II pm _{10,11}	—	
	—	—	II pm ₆	—	—	I pm _{5,6}	II pm ₉	III pm ₃	
Segmentale Dorsal-ventralmuskeln	—	—	—	—	—	—	—	—	
Dorsoventral-Intersegmentalmuskeln	—	I dm ₁ I dm ₂ ?	II dm ₁ II dm ₂	III dm ₁	O dm?	I dm ₁	{ II dm ₁ II dm ₂ }	II dm ₁	
	—	—	—	—	—	—	—	—	
Dorsoventral-Intersegmentalmuskeln	—	—	—	—	—	—	—	—	
Ventrale Längsmuskeln	—	I dm _{1,2}	II ism	{ III ism ₁ III ism ₂ }	O ism	I ism (I dm ₂)	{ II ism }	III ism	
	—	—	—	—	—	—	—	—	
Dorsale Längsmuskeln	—	I dm ₁ I dm ₂	II dm ₁ II dm ₂	III dm	O dm	I dm ₁ I dm ₂₋₄	II dm ₁ II dm _{2,3}	III dm	
	—	—	—	—	—	—	—	—	

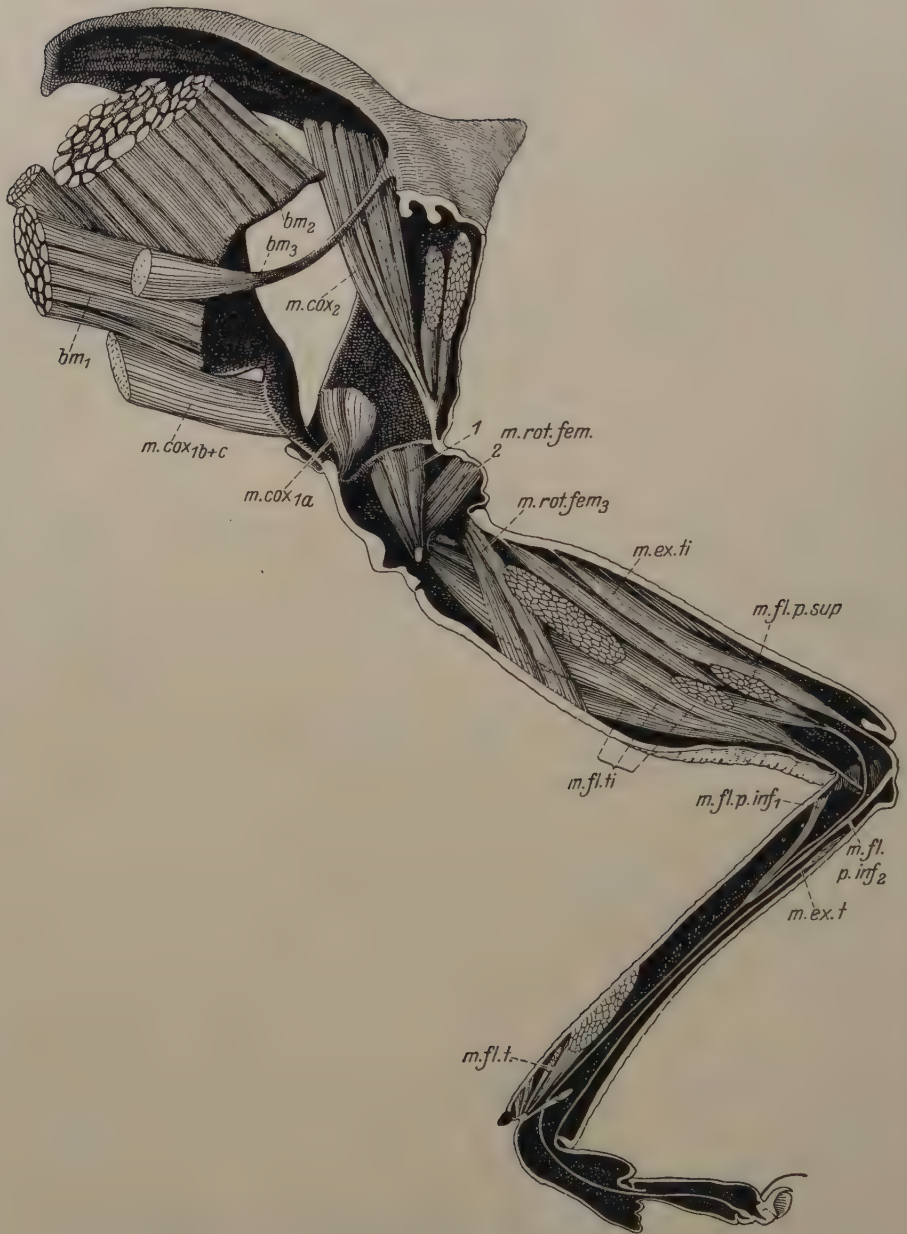


Abb. 30. *Psylla mali*, Imago. Rechtes Hinterbein, Ansicht wie in Abb. 27 b. Aufgeschnitten und mit den Muskeln.

an der Basis des Femur. Sie bewirken ein Rollen des Femur um den Trochanter, das aber nicht allzuweit geht und festigen gleichzeitig die Verbindung zwischen den beiden Abschnitten.

III fl. ti, *III ext. ti*, *III fl. p. sup*. Die im Femur gelegene Muskulatur zerfällt wie bei der Larve in einen *Flexor tibiae*, einen *Extensor tibiae* und einen *Flexor praetarsi*. Jeder Muskel ist wieder in mehrere Portionen geteilt, weitaus am stärksten ist der *Flexor tibiae*, dessen Sehne ziemlich weit lateral am proximalen Rande der Tibia angreift. Er beginnt zum Teil am Proximalrand des Femur, zum Teil an dessen Vorder- und Hinterwand, und zwar nicht überall wie bei der Larve, mit breiter Basis, sondern zum Teil mit dünnen Sehnen. Dasselbe gilt von einer Portion des *Extensor tibiae*. Weitere Einzelheiten sind aus Abb. 30 zu entnehmen.

III fl. p. sup. An der Sehne des Krallenbeugers greifen in der Tibia noch zwei Muskeln an (*Flexor praetarsi inferior primus* und *secundus*), die bei der fünften Larve dicht beieinander liegen. Bei der Imago sind sie weit auseinander gerückt, der eine auf die Streckseite, der andere auf die Beugeseite der Tibia.

III ext. t, *III fl. t₁₋₅*. Zu diesen Muskeln kommt noch ein mit langer Sehne an der Basis des ersten Tarsengliedes angreifender *Extensor tarsi* und eine Gruppe von fünf Flexoren des Tarsus, die, weit distal an der Tibia beginnend, an die dem Angriffspunkt des *Extensor* entgegengesetzte Seite der Basis des ersten Tarsengliedes gehen (Sohlenseite), Einzelheiten siehe Abb. 30.

Im Vergleich zum Mesothorax von *Psylla* oder auch zum Metathorax von *Apsylla* erscheint der Metathorax von *Psylla* in hohem Grade abgeleitet, insbesondere was die Sternopleuralregion und die Hüfte betrifft. Wie die Umwandlung im einzelnen zu verstehen ist, soll weiter unten gezeigt werden, vorläufig ist folgendes festzuhalten:

Der Metathorax von *Psylla* zeigt einerseits Reduktionserscheinungen (Tergum, Flügel), andererseits eine extreme Steigerung einzelner Eigenschaften. Das erstere ist eine den Homopteren allgemein zukommende Eigenheit, das letztere ist, wie *Apsylla* zeigt, eine mit dem Auftreten des Sprungvermögens zusammenhängende Neuerwerbung der Psylliden.

Die Sprungmuskeln gehen ausschließlich von der Furca aus, die für den Sprung ausschlaggebende Bewegung des Beines geschieht im Hüft-Trochantergelenk; das erstere trennt die Psylliden scharf von den gleichfalls springenden Cicadinen, deren Sprungmuskeln von der Pleura und dem Tergum zur Trochantersehne gehen (siehe Abb. 35 g, h).

Nachdem in den vorhergehenden Abschnitten die Organisation der Larve und der Imago besprochen wurde, kann im folgenden zunächst ein Bild von der Funktion des Thorax entworfen werden, wobei die Flugmechanik in den Hintergrund gestellt werden kann, da sie aus dem Vor-

stehenden und dem, was über den Flug von *Cicada* bekannt ist, zur Genüge hervorgeht. Da der Hauptwert vielmehr auf den Funktionswechsel der Organe, speziell der Beine, im Laufe der ontogenetischen Entwicklung gelegt wird, kann dann zwanglos ein Kapitel über die im Vorstehenden noch nicht genügend geklärten Entwicklungsvorgänge angeschlossen werden. Den Schluß wird eine vergleichend morphologische Betrachtung bilden.

Die Ergebnisse der morphologischen Betrachtung der Thoraxmuskulatur sind in Tabelle 7 zusammengefaßt (S. 140/1).

C. Die Mechanik des Thorax.

Der Thorax der Imago von *Psylla* hat außer der Bewegung der Flügel und der Beine auch noch die Bewegungen des Labiums zu leisten.

Bei der Larve fällt die Bewegung der Flügel natürlich fort, außerdem spielt aber auch die Beinbewegung eine von der der Imago ganz verschiedene Rolle.

Bewegungslos sitzt die Larve in den sich entfaltenden Knospen. Eng legt sich ihr flacher Körper an die jungen Blättchen, in deren feiner, filziger Behaarung die Beine festgekrallt sind. Das Stechborstenbündel ist tief in die saftreichen Gewebe eingeführt, seine Länge ermöglicht die Erschließung zahlreicher Nahrungsquellen, ohne daß dazu nennenswerte Körperbewegungen nötig sind. Finden solche doch einmal statt, so erfolgen sie sehr langsam und, auf ebener Unterlage zumal, ungeschickt. Die Beine der Larve sind, dieser Umwelt gemäß, mehr Klammerapparate als Gangbeine. Das kommt in der primitiven Gliederung, in der Ausbildung eines großen Pulvillus und nicht zuletzt in der Beinstellung zum Ausdruck.

Ganz anders die Imago. Wohl ist auch sie ausschließlich auf pflanzliche Kost angewiesen, aber während die Larve monophag ist und während des ganzen Larvenlebens auf einem und demselben Baum bleibt (wie scheinbar durchweg die Psyllidenlarven), führt die Imago ein umherschweifendes Leben und hält sich durchaus nicht bloß an die Nährpflanze ihrer Larve. Dabei spielt die Kriechbewegung eine sehr untergeordnete Rolle, im einfachen Gang auf ebenem Boden ist die Imago ziemlich ungeschickt, da die Hinterbeine auf gleichsinnige und gleichzeitige Bewegungen eingestellt sind. Der Sprung und der Flug, in der Regel eine Kombination von beiden, sind die hauptsächlichsten Bewegungsformen der Imago. Jede mechanische Störung macht das an der Pflanze sitzende Tier sprungfertig, erfolgt ein zweiter Reiz, so schnellen es die Hinterbeine nach hinten oben in die Luft, die Flügel werden ausgebreitet und das Tier ist verschwunden.

Diese so verschiedenen Bilder, die wir bei der Larve und der Imago finden, entstehen aus dem gleichen Material, die notwendigen Verschie-

bungen erfolgen unter der Haut des letzten Larvenstadiums, ohne daß dieses in ein Ruhestadium eingeht, und sind mit der Häutung fertig.

1. Die Beinmechanik der Larve.

Die Beine der Larve entsprechen sämtlich annähernd dem Schema Abb. 32 *a*. Die Hüfte ist einer leichten rollenden Bewegung um eine senkrecht zur Medianebene liegende Achse fähig, alle anderen Bewegungen vollziehen sich um Achsen, die parallel zur Medianebene liegen, d. h. die Beine vermögen von oben nach unten zu schwingen. Sind sie in Beugestellung, so vermag das Rollen der Hüfte zudem noch eine geringfügige Bewegung der Beinspitze von vorn nach hinten zu veranlassen. Auf der letzten Bewegung beruht der Gang, auf der ersten das Anklammern. Die Kombination von beiden ergibt eine bescheidene Kletterfähigkeit. Eine durch die eigenartige Lage der Coxalmuskeln ermöglichte Rollung des Femur in der Coxa ergänzt die geringe Beweglichkeit der Hüfte. Sehr gering sind die Unterschiede in der Stellung der drei Beinpaare, das erste und das dritte bewegen sich, da die Hüftachsen etwas nach vorn bzw. hinten gedreht sind, in Ebenen, die nicht ganz senkrecht zur Medianebene stehen. Diese verschiedene Richtung der Schwingungsebenen der Beine ist ein allen Hexapoden gemeinsames Merkmal, sie ist bei der *Psylla*-Larve sehr wenig auffallend, die Flexion des Femur kommt daher für die Lokomotion kaum zur Auswirkung, dafür kann sie sich beim Anklammern voll auswirken (siehe auch S. 111).

2. Die Beinmechanik der Imago.

Beim *Mittelbein* der Imago ist daran kaum etwas geändert. Wohl ist die Bewegung der Hüfte freier, das Bein durch zahlreichere Gelenke gegliedert, seine Richtung ist aber doch wesentlich lateral, allerdings mit einer leichten Neigung nach hinten (Abb. 32 *d*). Der größeren Freiheit der Hüfte entspricht eine reichere Hüftmuskulatur, die, am Vorder- und Hinterrand der Hüfte angreifend, eine Scharnierbewegung der Hüfte um ein zur Längsachse des Körpers nur wenig schief gestelltes Gelenk erlaubt. Die Gelenkreihe des Beines liegt wie bei der Larve (Abb. 32 *a—d*) annähernd parallel zur Längsachse.

Das Mittelbein ist ein typisches Stützbein, seine leichte Drehung nach hinten macht es auch zur Lokomotion geeignet, es ist daneben noch Schiebbein.

Das Vorderbein, stark nach vorn verdreht und infolge ganz anderer Artikulation der Hüfte mit dem Stamm auch im Rumpfgelenk nach vorn lateral schwenkbar (Abb. 32 *e*) ist dagegen ein typisches Zugbein. Die Gelenkreihe des Beines bildet, ebenso wie die Verbindungsachse der beiden Hüftgelenke (pleural und trochantinal) einen spitzen Winkel zur Längsachse des Körpers.

Ist also für die Lokomotion das Vorderbein ein Zugbein, so kann es, wenn der Kopf und das Labium mit dem Prosternum durch die ins Pflanzengewebe versenkten Stechborsten festgelegt ist, auch zum Abstemmen von der Unterlage gebraucht werden und so die Stechborstenmuskeln beim Herausziehen des Borstenbündels unterstützen. Die eigentümliche Lage des Labiums erleichtert eine derartige Wirkung der Vorderbeine ungemein (siehe auch WEBER 1928).

Was schließlich das *Hinterbein* betrifft, so nimmt es eine Sonderstellung ein, es ist ein *Sprungbein* ganz besonderer Art, es schiebt nämlich den Körper nicht nach vorn oben, sondern es schleudert ihn nach hinten oben. Mechanisch erklärt sich das folgendermaßen: Die Gelenkreihe des Beines liegt nicht, wie das bei den meisten Insekten der Fall ist, in spitzem Winkel zur Längsachse des Körpers, sondern, wie Abb. 32 c zeigt, senkrecht zu ihr. Die Hüfte ist, kaum beweglich, mit dem Sternum und der Pleura verbunden, eine Schwenkung des Femur in der Horizontalebene ist daher schlechthin unmöglich. An ihm, bzw. an dem mit ihm verbundenen Trochanter greifen ja auch nur die zwei großen Sehnen an, die nur ein Schwingen des Femur in einer Sagittalebene ermöglichen (*TrS*, *m.cox₃*). Die Rotationsbewegungen, die der Femur gegenüber dem Trochanter auszuführen vermag, können zwar die Tibia, wenn sie zum Femur im Winkel steht, schwenken und dadurch die Richtung des Sprunges etwas beeinflussen, nicht aber die Stellung der Femurachse zum Körper ändern.

Es ist also beim Hinterbein eine Abnahme der Bewegungsmöglichkeiten, selbst der Larve gegenüber, mehr noch aber den anderen Beinen der Imago gegenüber zu verzeichnen, die allerdings Hand in Hand geht mit einer größeren Reichweite der Trochanterbewegung und dem parallel, mit einer außerordentlichen Verstärkung gewisser Muskelgruppen. Durch die eigentümliche, infolge der fehlenden Hüftrollung starre Lagerung der Gelenkreihe des Beines (Abb. 32 c) ist die Wirkung dieser Muskeln auf eine Schwingung des Beines in einer zur Medianebene parallelen Ebene beschränkt. Die starken Muskeln liegen, auch im Bein selbst, durchweg auf der Beugeseite, ihre gleichzeitige Kontraktion bewirkt einen Schlag der Beinspitze gegen den Boden, der das Tier wohl vom Boden abschnellt, aber wie man sowohl am lebenden Tier beobachten, wie aus den Beinstellungen des toten schließen kann, nicht nach vorn, sondern nach hinten. Im Schema Abb. 32 f sind solche Beinstellungen eingezeichnet, die gestrichelt eingetragene ist beim toten Tier außerordentlich häufig, oft ist sogar die Tibia noch erheblich dichter an den Femur herangezogen.

Biologisch bietet die geschilderte Form des Sprunges dem Verständnis keine Schwierigkeiten, denn bei dem meist an der Unterseite von Blättern sich aufhaltenden Tier ist es naturgemäß ganz gleichgültig, in welcher Richtung der Sprung es entführt, da ja ohnehin stets die Flügel

als Fallschirme eingreifen. Es scheint sogar möglich, daß der Schlag der Hinterbeine gegen die Unterlage nicht allein ein einfaches Abschnellen von derselben, sondern ein Überschlagen in der Luft bewirkt, wobei das von der Unterseite eines Blattes oder von einem annähernd senkrecht stehenden Zweig abgesprungene Tier sofort in normale Flugstellung gelangte. Leider läßt sich das direkt nicht beobachten, da der ganze Vorgang sich zu schnell vollzieht.

3. Die Flugmechanik.

Der Flug, der sich in der Regel an den Sprung anschließt, ist in den Grundzügen schon besprochen und auch von anderen Insekten her bekannt. Insbesondere kann ich auf meine Arbeit über *Aphis* verweisen, bei der die Flugmechanik in den meisten Zügen sehr ähnlich ist wie bei *Psylla*. Nur in der Art der Hebung des Vorderflügels (siehe oben S. 132) unterscheiden beide Formen sich erheblich, in diesem Punkte ähnelt *Psylla* mehr *Cicada* (siehe auch hierzu WEBER 1928).

4. Die Bewegung des Kopfes gegen den Thorax.

Hier soll nochmals festgestellt werden, daß das Labium funktionell ein Anhang des Prosternums geworden ist und daher von dessen Muskulatur bewegt wird. Diesem engen Zusammenschluß in der Sternalregion entspricht eine deutliche Trennung von Kopf und Thorax in der Tergalregion, beides im Gegensatz zu *Aphis*, wo der Kopf tergal enger mit dem Thorax zusammenhängt als sternal. Dementsprechend ist bei *Aphis* die tergale Verbindung zwischen Pro- und Mesothorax lose, bei *Psylla* fest, bei ersterer geschieht die Bewegung der tergalen Teile des Kopfkomplices hauptsächlich durch gegenseitige Verschiebung des Pro- und Mesonotums, bei letzterer durch Verschiebung des Epicraniums gegen das Pronotum.

D. Die Entwicklung des Thorax.

Die Abänderungen, die die einzelnen Thoraxsegmente während des Larvenlebens bis zur vorletzten Häutung erfahren, wurden oben schon dargelegt, es bleibt noch übrig, die tiefergreifenden Wandlungen, die sich im letzten Larvenstadium und während der letzten Häutung vollziehen, klarzulegen. Dabei kann die Flügelbildung zurücktreten, weil sie bei *Psylla* annähernd gleich ist wie bei anderen hemimetabolen Insekten. Es bleiben dann noch, abgesehen von Einzelheiten, die parallel dem oben geschilderten Funktionswechsel eintretenden Wandlungen im Bau der Beine und der sie tragenden sternal-pleuralen Partien sowie die Änderung der ganzen Körpergestalt.

Vergleicht man an Hand der Abb. 18 und 31 Querschnitte durch den Mesothorax des vierten und des fünften Larvenstadiums, so sieht man, daß bei letzterem der Körper schon viel weniger flach ist als beim ersteren. Gleichzeitig sieht man, wie unter den dicken Flügelscheiden sich die

dünnen, noch stark gefalteten Flügel und darunter die Pleuren der Imago anlegen. Auch die Pleuren sind zunächst noch gefaltet, erst im Augenblick der Häutung nehmen sie, vermutlich unter dem Einfluß des Blutdruckes, ihre endgültige Gestalt an und erhärten dann. Die Bildung der Pleuren ähnelt also der Flügelbildung, die Hypodermis legt sich unter der alten Cuticula in Falten und vergrößert so ihre Oberfläche. Gleichzeitig treten die bei der Larve von der Furca nach den Körperwänden gehenden Muskeln, die bei der Larve eine große Rolle spielen, zurück, die beiden *zm* des Mesothorax vereinen sich. Die beiden *ism* des Mesothorax (Abb. 31 *d, e*), die bei der vierten Larve am Tergum selbst angriffen, wandern an die Rückseite des als quere Hypodermisfalte vom Rücken her sich bildende Mesopostphragma, wobei sich in der Tat ihre Angriffsstelle der Hypodermis gegenüber nicht verschiebt. Man fühlt sich versucht zu sagen, sie bilden durch ihren Zug das Phragma, denn sie bleiben, da sie am Schluß des Prozesses am ventralen Ende des Phragmas angreifen, trotz der Erhöhung des Körpers gleich lang und haben also sozusagen das Phragma zu sich heruntergezogen. Natürlich wäre aber eine solche Wirkung der Muskeln nur dann als nachgewiesen zu betrachten, wenn man, in den normalen Entwicklungsgang operativ eingreifend, vor der Bildung des Phragmas die Verbindung zwischen den Muskeln und dem Tergum löste. Solche und ähnliche Eingriffe ließen sich vielleicht an größeren Insekten mit Erfolg ausführen und versprächen exakt begründete interessante Einblicke in die Abhängigkeit des Skeletts von der Muskulatur. (Die Larven von *Psylla* sind leider zu klein für derartige Arbeiten.)

Wir dürfen indessen nicht vergessen, daß selbst wenn es gelingen sollte, die Bildung eines bestimmten skelettalen Teiles durch die direkte Wirkung eines Muskels nachzuweisen, der Entwicklungsprozeß nicht einmal in diesem einen Punkt seines Geheimnisses beraubt wäre, denn man würde sich dann sofort fragen müssen, warum der betreffende Muskel nicht schon beim letzten Stadium in dem Sinne gewirkt hätte. Mit anderen Worten, auch dann müßten noch Entwicklungsimpulse vorausgesetzt werden, die zu einem bestimmten Zeitpunkte die Wirkung des Muskels auslösten und die sich als solche einer mechanischen Erklärung, jedenfalls vorläufig, entzögen. Dazu kommt noch folgendes:

Ähnlich wie das Phragma bildet sich auch die Metafurca. Hier hat man den Eindruck, daß die *IIIism* die Furca emporziehen, denn diese verwandelt sich, wie Abb. 31 *g* zeigt, indem die larvale, normal gebaute Furca deformiert wird (die *IIIzm* verschwinden dabei), durch Einstülpung der sternalen Hypodermis zu dem riesigen, kompliziert gebauten Gebilde, das den Metathorax der Imago auszeichnet. Dabei wird auch die Trochantersehne, die mit der Furca durch den Beinmuskel *bm*₂ verbunden ist, entsprechend weiter eingestülpt und erreicht die Größe und

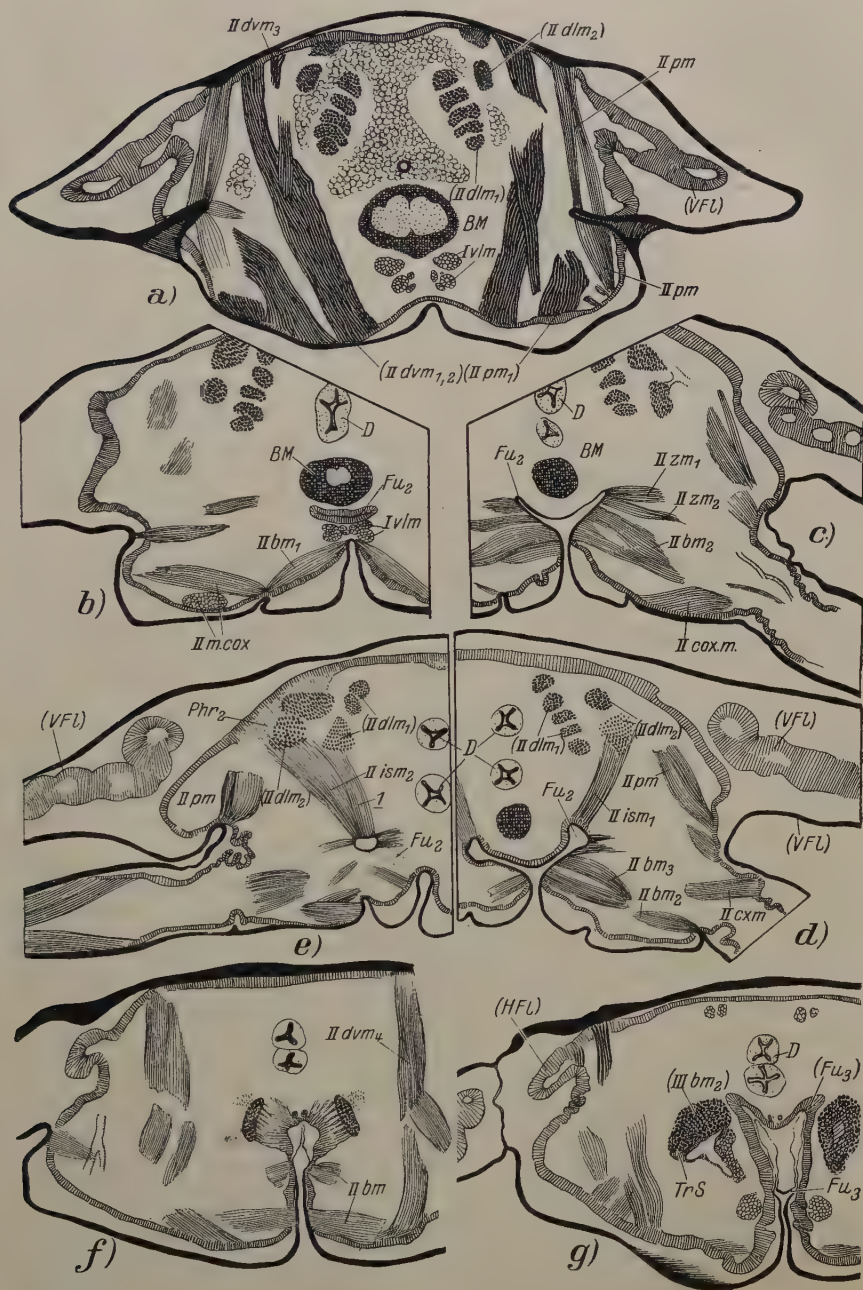


Abb. 31. *Psylla mali*, Larve 5. Stadium, einige Zeit vor der Häutung zur Imago. Querschnitt durch den Meso- und Metathorax. a—e Mesothorax, f—g Metathorax. Larvale Cuticula schwarz; atypische Muskeln dunkel, typische hell. Imaginale Epidermis schraffiert.

Form, die oben geschildert wurde. Im Metathorax müßten also, wenn von einer Muskelwirkung überhaupt die Rede sein sollte, die *ism* trotz gleicher Lage ganz anders wirken wie im Mesothorax, was wiederum nur dadurch erklärbar wäre, daß bestimmte Impulse unter ganz bestimmten Voraussetzungen die Entwicklungsvorgänge regelten. Mit einem Ausdruck v. UEXKÜLLS könnte man sagen, die Entwicklungsvorgänge im ganzen bleiben übermaschinelle Vorgänge, wenn auch an ihnen einzelne hintereinander geordnete maschinelle Vorgänge unterschieden werden können. Das Übermaschinelle ist eben die Ordnung.

Die Furca des Mesothorax kann fast unverändert von der Imago übernommen werden, hier handelt es sich also um einen einfachen Häutungsvorgang.

Sehr erheblich sind die Änderungen, die sich an den Beinen und ihrer Muskulatur vollziehen, sie sind in Abb. 32 im Schema dargestellt, ein Teil der Vorgänge ist auch aus Abb. 19 zu entnehmen. Am meisten verändern sich die Hinterbeine, am wenigsten die Mittelbeine, es ist daher zweckmäßig, mit den ersteren zu beginnen.

Vergleicht man den Grundriß des larvalen Hinterbeines (Abb. 32 *a*) mit dem des imaginalen (*c*), so fällt zunächst die oben schon erwähnte Änderung in der Richtung der Gelenkreihe des Beines auf. Das Bein der Imago erscheint gegenüber dem der Larve im Trochantergelenk oder besser dicht proximal vom Trochantergelenk um 90° gedreht. Mit anderen Worten, die Hüfte hat in ihrem distalen Teil eine Torsion um 90° erlitten. Die Richtung dieser Torsion ist aus der Lage der Muskeln des Beines ohne Schwierigkeit zu ermitteln und in Abb. 32 *a* durch einen Pfeil angedeutet. Sieht man nun zunächst vom Bein der Imago ab und denkt sich das Bein der Larve unter Beibehaltung der Muskelansätze in der angegebenen Weise um 90° verdreht, so erhält man das Bild 32 *b*. Man sieht, vom Femur distalwärts bleiben alle Muskeln und Gelenke in ihren gegenseitigen Lagebeziehungen unverändert, proximal vom Femur dagegen müssen sich in der Muskulatur erhebliche Änderungen vollziehen. Unverändert bleiben nur bm_1 und $_3$, deren Angriffsflächen am proximalen Hüfttrand von der Drehung nicht berührt werden. Die Angriffsfläche des bm_2 , die Trochantersehne also, muß bei der Drehung nach vorn wandern, wobei die Länge des Muskels nicht wesentlich geändert wird. Der $m.cox_3$ muß sich erheblich verkürzen, oder anders ausgedrückt, die Drehung muß mit der Kontraktion des $m.cox_3$ konform sein. Dagegen müßten der $m.cox_2$ und ebenso zwei Portionen des $m.cox_1$ (*b* und *c*) stark gedehnt werden, wogegen $m.cox_1a$ sich wie $m.cox_3$ verhielte.

Vergleicht man nun mit der durch Konstruktion gewonnenen Abb. 32 *b* den Grundriß des imaginalen Beines, so erkennt man, daß der $m.cox_3$, dessen Kontraktion der Drehung konform ist, ebenso wie der gleich sich verhaltende $m.cox_1a$ in der theoretisch erforderlichen Lage erhalten ge-

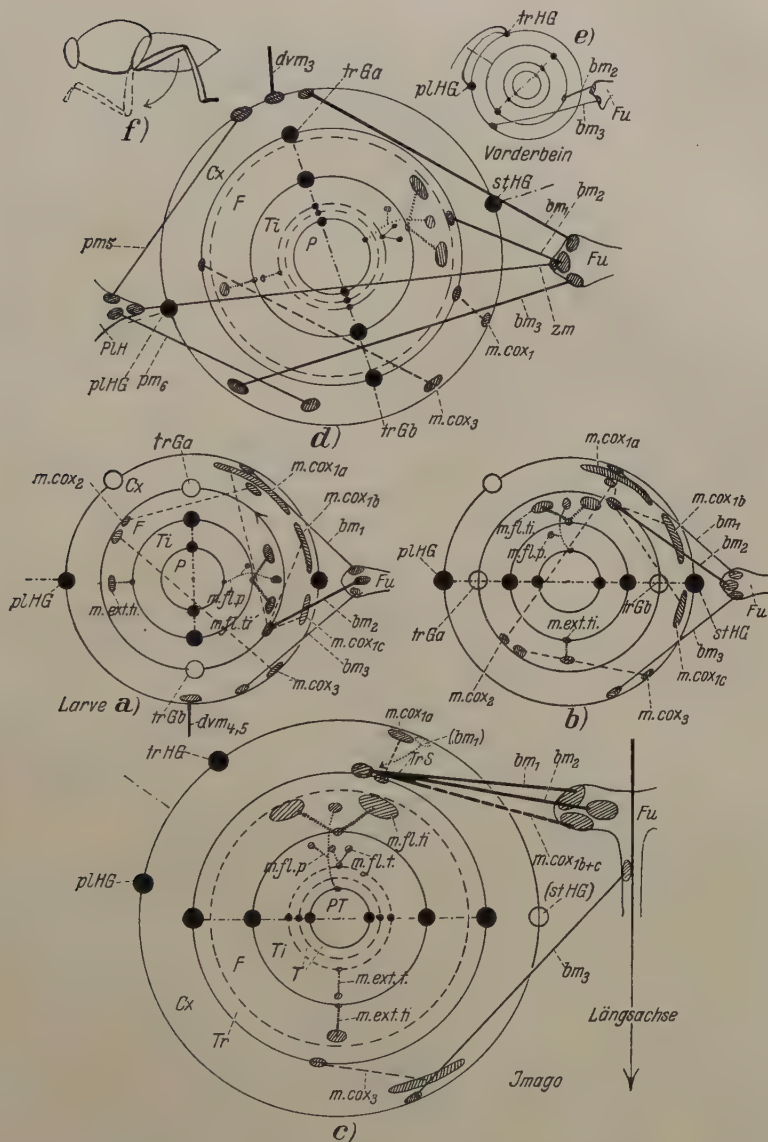


Abb. 32. Grundrisschemata der Beine von *Psylla*. Die Grundrisse sind entstanden, indem der Prätarsus als kleiner Kreis gezeichnet wurde; um ihn sind dann die proximalen Ränder der folgenden Beinglieder als konzentrische Kreise nacheinander eingetragen; der äußerste Kreis ist also die Hüfte; die sekundären Trennungslinien gestrichelte Kreise. Neben dem Bein ist jeweils noch die Furca und teilweise der Pleuralhaken eingezeichnet. Funktionierende Gelenke sind als schwarze Kreise, nicht funktionierende als weiße Kreise eingetragen. Die Muskeln sind nur als gerade Strecken eingezeichnet, welche die schraffierten Ursprungs- und Angriffsstellen miteinander verbinden. Sternae und pleurale Muskeln ausgezogen, Coxalmuskeln gestrichelt, eigene Muskeln des Beins punktiert. Drehungsachsen strichpunktiert. *a*) linkes Hinterbein der Larve. *b*) konstruiertes Resultat der Femurdrehung (s. Text). *c*) linkes Hinterbein der Imago. *d*) linkes Mittelbein der Imago. *e*) linkes Vorderbein der Imago. *f*) Schema der Beinstellung vor und nach dem Sprung.

blieben ist. Der $m.cox_2$ ist, statt sich in der theoretisch erforderlichen Weise zu dehnen, verschwunden. Auch bm_3 ist erhalten geblieben, dagegen sind die Muskeln bm_1 und $m.cox_1b$ und c erheblich verändert, doch ist diese Veränderung sicher nicht allein auf die geschilderte Drehung des Beines zurückzuführen, hängt vielmehr mit der Sonderausbildung des bm_2 und der Furca zusammen. Wie zu erwarten war, ist der bm_2 erhalten geblieben, seine Angriffsstelle am Trochanter ist bei der Drehung von der Medialseite nach vorn gewandert, der Muskel ist als Flexor des Trochanterofemurs nach wie vor der Antagonist des $m.cox_3$. Er greift aber nicht mehr wie bei der Larve an einer kurzen Sehne an, sondern vom Trochanter aus hat sich gleichzeitig mit der Umbildung der Furca die ungewöhnlich starke Trochantersehne der Imago eingestülpt; die Muskeln $m.cox_1b$ und c , die ja schon bei der Larve (Abb. 20) mit an der hier noch kurzen Trochantersehne angreifen, sind mit auf die imaginale Sehne hinaufgerückt und ihre Ursprungsstellen sind gleichzeitig im Zusammenhang mit der Reduktion der ihnen bei der Larve als Ursprungsfläche dienenden medialen Hüftfläche an die Furca gewandert. Umgekehrt hat die Einstülpung der Trochantersehne auch den bm_1 , der ursprünglich am Hüfttrand angriff, mit zum Trochanterrand herabgezogen und seinen Angriffspunkt schließlich auf die Basis der Sehne verlegt, während seine Ursprungsstelle nach wie vor die Furca ist. Damit ist die Erklärung dafür gegeben, daß ein ursprünglicher Beinmuskel (bm_1) unterhalb von einem ursprünglichen Coxalmuskel ($m.cox_1b$, c) an der Trochantersehne angreift und es ist wieder einmal bestätigt, daß die *Ausbildung von Innenskelettstücken Angriffspunkt und Zugrichtung eines Muskels erheblich ändern kann*, ohne daß darum der Angriffspunkt, morphologisch betrachtet, sich zu verschieben braucht.

Bei der Entwicklung der Hinterhüfte spielen also drei Vorgänge eine Rolle: *Drehung des distalen Hüfteiles um 90° , wobei das ganze Bein sich mitdreht, Reduktion eines Teiles des Hüfttringes und Einstülpung der Trochantersehne*. Dabei und bei der Umwandlung der Furca verändern sich auch die Muskeln bis zur Unkenntlichkeit. Nur die konstruktive Wiederholung der Vorgänge ermöglicht es, die Muskeln der Imago und der Larve zu identifizieren, denn die wirklichen Vorgänge sind zu verwickelt, als daß sie sich vollständig analysieren ließen. Die ungemein starke Faltung der Hypodermis bei der Bildung der imaginalen Hüfte macht es unmöglich, selbst auf Schnittserien alle Einzelheiten zu erkennen. Was also bei der Bildung der Furca und auch der Trochantersehne sich leicht am Präparat nachweisen läßt, die ununterbrochene Folge von Faltungs- und Wachstumsprozessen (Abb. 31 f, g) muß bei der Hüftentwicklung lückenhaft bzw. teilweise konstruktiv bleiben.

Vergleicht man die Entwicklung der Mittelhüfte mit der der Hinterhüfte (Abb. 32 a—d, c), so erkennt man, daß hier viel einfachere Verhält-

nisse vorliegen. bm_1 , $_2$ und $_3$ bleiben hier in der ursprünglichen Form erhalten, die Coxalmuskeln werden reduziert, wandern aber nicht von der Coxa ab.

Bei der Vorderhüfte schwindet der bm_1 und die Artikulation ändert sich insofern als das trochantinale Gelenk an Stelle des sternalen tritt. Im übrigen findet hier eine Drehung der Gelenkreihe des Beines statt, die bei der Larve schon angedeutet ist, bei der Imago aber deutlich zum Ausdruck kommt (Abb. 32 e) und an der sich auch die Hüfte mit beteiligt.

Die Entwicklung der Beine selbst und ihrer eigenen Muskulatur ist bei allen drei Paaren gleich und wurde in den Grundzügen oben schon klargelegt. Die neue Beinspitze wird (Abb. 19) jeweils innerhalb des Tibiotarsus angelegt, die Haut des neuen Beines ist stark gerunzelt, da das Bein ja vor der Häutung kürzer ist als das alte. Das Interessante bei diesem ganzen Vorgang, bei dem das neue Bein schon lang vor der Häutung innerhalb des alten sichtbar wird, ist die Tatsache, daß die Muskeln, die natürlich innerhalb des neuen Beines liegen, zunächst noch durch dessen Haut hindurch auf die alte Cuticula einwirken können. Es geschieht dies auf zweierlei Art:

Für die *eine* ist der *M. flexor praetarsi* charakteristisch (Abb. 19 und 33 c). Hier steckt die (ursprünglich hohle) alte Sehne des Muskels noch in der hohlen, schlauchförmigen neuen und ist mit dem Muskel bzw. dem im Muskel steckenden Teil der neuen Sehne bis zur Häutung fest verbunden. Erst bei der Häutung löst sich die alte Sehne von der neuen und wird aus der letzteren herausgezogen.

Die *zweite* Art stimmt prinzipiell mit der ersten überein, nur tritt an Stelle der Sehne eine beliebige Stelle der Cuticula. Die Hypodermisfasern, die den Muskel mit der alten Cuticula verbinden, treten hier durch die neue Cuticula hindurch, die Loslösung erfolgt auch hier erst im Augenblick der Häutung, während ringsum sich die neue Cuticula längst von der alten gelöst hat.

Der letztere Fall findet sich auch bei sämtlichen Körpermuskeln, die im Larvenleben schon funktionieren, bei allen typischen Muskeln also. Die atypischen Muskeln dagegen, die im Larvenleben noch nicht funktionsfähig sind, wie zum Beispiel der *M. flexor tarsi* (Abb. 19) oder der *IIIdvm* $_1$, $_2$ im fünften Larvenstadium (Abb. 31 a) treten mit der alten Cuticula gar nicht in Beziehung, ihre Ansatzstellen lösen sich gleichzeitig mit den sie umgebenden Flächen von ihr ab.

Hier sind noch einige Entwicklungsvorgänge zu erwähnen, die an der Beinmuskulatur von *Psylla* beobachtet wurden und die zeigen, was für Änderungen der Muskeln auch bei der Phylogenese möglich sind. Denn man mag sich zum biogenetischen Grundgesetz stellen wie man will, das eine muß man jedenfalls zugeben, daß Vorgänge, die bei der onto-

genetischen Entwicklung möglich sind, auch in der Phylogenese sich vollzogen haben können.

a) Gliederung eines Muskels durch eine entstehende Gelenkfalte in zwei hintereinander gelegene Muskeln. Beispiel: Der M. flexor tibiae der vierten Larve, von dem bei der fünften Larve während der Bildung des

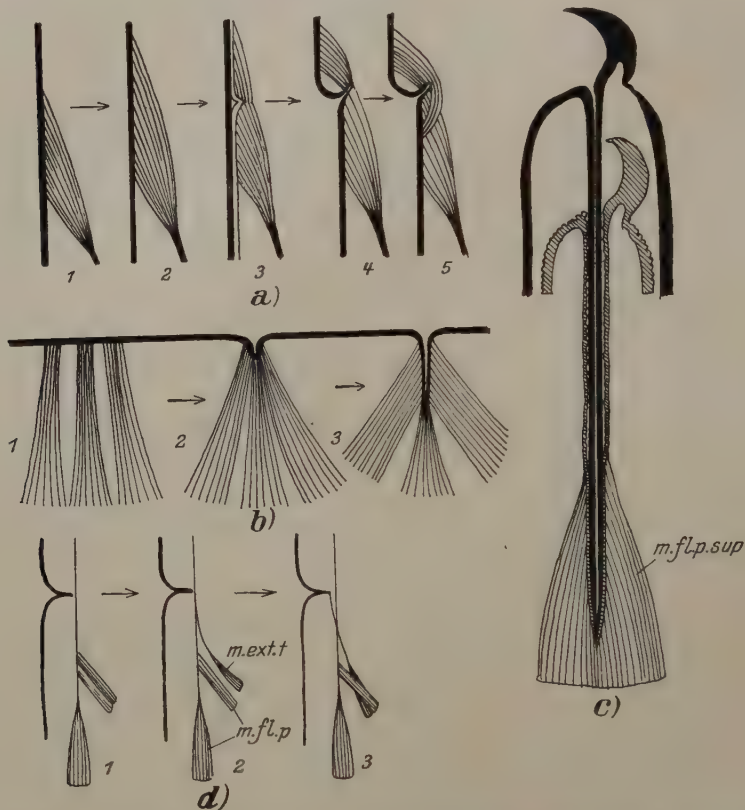


Abb. 33. Schemata der Entwicklung einiger Muskeln von *Psylla*. Erklärung im Text S. 153/4.

Trochanter-Femurgelenks der M. rot. fem. in der in Abb. 33 a dargestellten Weise abgeschnürt wird.

b) Vereinigung mehrerer, nebeneinander an einem Sklerit angreifender Muskeln auf eine Sehne. Beispiel bm_2 und $m.cox_1a-c$ bei der dritten und vierten Larve (Abb. 33 b).

c) Komplikation des Falles a. Zerlegt wird die Sehne, die dem neu-gebildeten Gelenk anliegt. Beispiel: Bildung des M. extensor tarsi aus dem M. flexor praetarsi inferior bei der fünften Larve (Abb. 33 d).

E. Allgemeines zur Morphologie des Thorax.

Nachdem im vorstehenden die einzelnen Segmente nach ihrem Aufbau und ihrer Ontogenese untersucht wurden, sollen im folgenden die einzelnen Regionen der verschiedenen Segmente vergleichend betrachtet werden. Dabei können gleichzeitig die wichtigsten Ergebnisse des speziellen Teiles übersichtlich zusammengestellt werden.

Zunächst ist noch zu erwähnen, daß *Psylla* keinen Beitrag zur Kenntnis der Halsregion, des „Mikrothorax“ VERHOEFFS liefert. Wohl sind in Gestalt von kurzen paarigen Fortsätzen der Proepisterna Reste der Kehlplatten gefunden worden, doch ist die Deutung dieser Teile, da die Muskulatur keine Anhaltspunkte liefert, nicht ganz sicher.

1. Die Terga.

Unter den Terga zeigt das Pronotum den einfachsten Aufbau, es ist ungeteilt und also ein gewöhnliches, wenn auch stark reduziertes Halsschild. Die Reduktion finden wir auch bei den Aphiden, *Cicada* ähnelt insofern den Heteropteren mehr, als das Pronotum groß und daher einem wirklichen Halsschild ähnlich ist. Daß das Pronotum bei den Membraciden sogar eine ganz ungewöhnliche Größe erlangen kann, ist bekannt, über die biologische Bedeutung dieser Vergrößerung wissen wir, außer vagen Vermutungen, nichts.

Auch das Metatergum ist reduziert, doch lassen sich die für das flügeltragende Tergum charakteristischen Abschnitte an ihm wohl unterscheiden. Nur ein Präscutum fehlt, wie das gewöhnlich bei Segmenten der Fall ist, bei denen das vorhergehende Phragma, in diesem Falle also das Mesopostphragma, eng an das vorhergehende Segment angeschlossen ist (siehe WEBER 1924, SNODGRASS 1927). Es muß auffallen, daß das stark reduzierte Metanotum trotz der Reduktion in gewissen Einzelheiten (Bau des vorderen Tergalhebels, Zurückdrängung des Scutellums, laterale Wülste des Scutellums) auffallend dem Mesonotum ähnelt. Da die Funktion der beiden Terga völlig verschieden ist, kann dieser einheitliche Habitus nicht kinematisch erklärt werden. Ich sehe darin einen Beweis gegen die von VOSS vertretene Theorie von der restlosen kinematischen Bedingtheit des Chitinskeletts.

Sehr wohl ausgeprägt sind die Unterabteilungen beim Mesotergum. Dieses ist, besonders was das Notum anbelangt, ein ziemlich typisch ausgebildetes flügeltragendes Tergum und mit dem Mesotergum von *Aphis* daher wohl vergleichbar. Führen wir an Hand der Abb. 34 einen Vergleich zwischen dem Mesonotum von *Aphis*, *Psylla* und einem primitiven geflügelten Insekt, einer Perliden, durch, so erkennen wir, daß *Aphis* zwar in einigen Punkten primitiver scheint als *Psylla* (Tergalhebel *THa*, hinteres Tergalgelenk *hGF*), daß aber in anderen Punkten (Tergalarm *TA*, sekundäre Naht des Scutums *Na*) *Aphis* zweifellos nicht nur *Perla*,

sondern auch *Psylla* gegenüber sekundär abgeändert erscheint. Dem Polster Po_1 von *Psylla* entspricht bei *Aphis* eine Sehnenkappe *SK*, von der ein Pleuralmuskel zum Flügelgelenk geht. Dieser Muskel scheint für die Homopteren typisch zu sein.

In einem Punkte entfernt sich *Psylla* besonders weit von *Aphis*, nämlich in der Ausbildung des Postphragmas. Dieses ist bei *Aphis* gelenkig mit dem Epimerum verbunden, bei *Psylla* ist es von ihm überhaupt nicht deutlich abgesetzt. Das hängt mit der ungewöhnlichen Verstärkung des $IIdlm_2$ zusammen und mit der Rolle, die dieser Muskel bei *Psylla* spielt. Bei *Cicada* ist er sehr ähnlich und hier ist denn auch das Phragma ganz ebenso ausgebildet wie bei *Psylla*. Dagegen ähnelt in der Ausbildung des Präscutums *Cicada Aphis* mehr als *Psylla* (vgl. S. 120 und WEBER 1928).

2. Die Pleuren.

Die Pleura ist im Prothorax typisch entwickelt, daß keine Brückenbildung zum Sternum stattfindet oder besser gesagt, daß die ursprüngliche Verbindung abgebrochen ist, hängt mit der eigentümlichen Ausbildung des Sternums zusammen, und diese wieder mit der Verlagerung des Vorderkopfes. Auch die Pleura des Metathorax (Abb. 34) ist, abgesehen davon, daß die Pleuralleiste teilweise verwischt ist, fast schematisch einfach, viel einfacher jedenfalls als die Mesopleura von *Aphis*. Besonders interessant ist, daß *Psylla* (wie *Cicada*) ein typisches Subalare (*Par* 2) besitzt, im Gegensatz zu *Aphis*. Möglicherweise hängt bei letzterer das Fehlen des Subalare mit der Ausbildung der sekundären Naht des Scutums zusammen (*Na*), durch die gewisse, unterhalb derselben angreifende pleural-tergale Muskeln Einfluß auf den Hinterrand des Flügels gewinnen. Jedenfalls fehlen mit dem Subalare auch die ursprünglich an ihm angreifenden epimeralen direkten Flugmuskeln, die bei *Cicada* und *Psylla* ebenso wie bei *Perla* typisch entwickelt sind. Auch ein als solches deutlich erkennbares Basalare (*Par*₁) hat *Psylla*, während bei *Aphis* scheinbar ein solches fehlt. Die Artikulation und Form des Basalare von *Psylla* läßt es aber sicher erscheinen, daß das Pleuralbogenstück von *Aphis*, dessen Deutung mir (1928) unsicher schien, dem Basalare von *Psylla* homolog ist, also tatsächlich ebenfalls ein Episternalgelenkstück darstellt, von dem allerdings die normalerweise an ihm angreifenden episternalen direkten Flugmuskeln abgeglitten sind. In diesen Punkten ist also *Aphis* zweifellos wieder stärker abgeleitet als *Psylla* (vgl. Tabelle 1—6), während im tergalen Teil des Flügelgelenkes *Psylla* sekundär stark verändert scheint.

Was die Metapleura betrifft, so ist sie bei *Psylla* so sehr abgeändert, daß wir uns oben nur durch Heranziehen der primitiveren Gattung *Apsylla* einigermaßen orientieren konnten. Daß diese starke Veränderung nicht etwa mit der Ausbildung von Sprungbeinen zwangsläufig ver-

bunden ist, das beweist die Metapleura der Cercopiden, die nach K. DÖRING zwar sehr groß und stark, aber durchaus typisch ausgebildet ist,

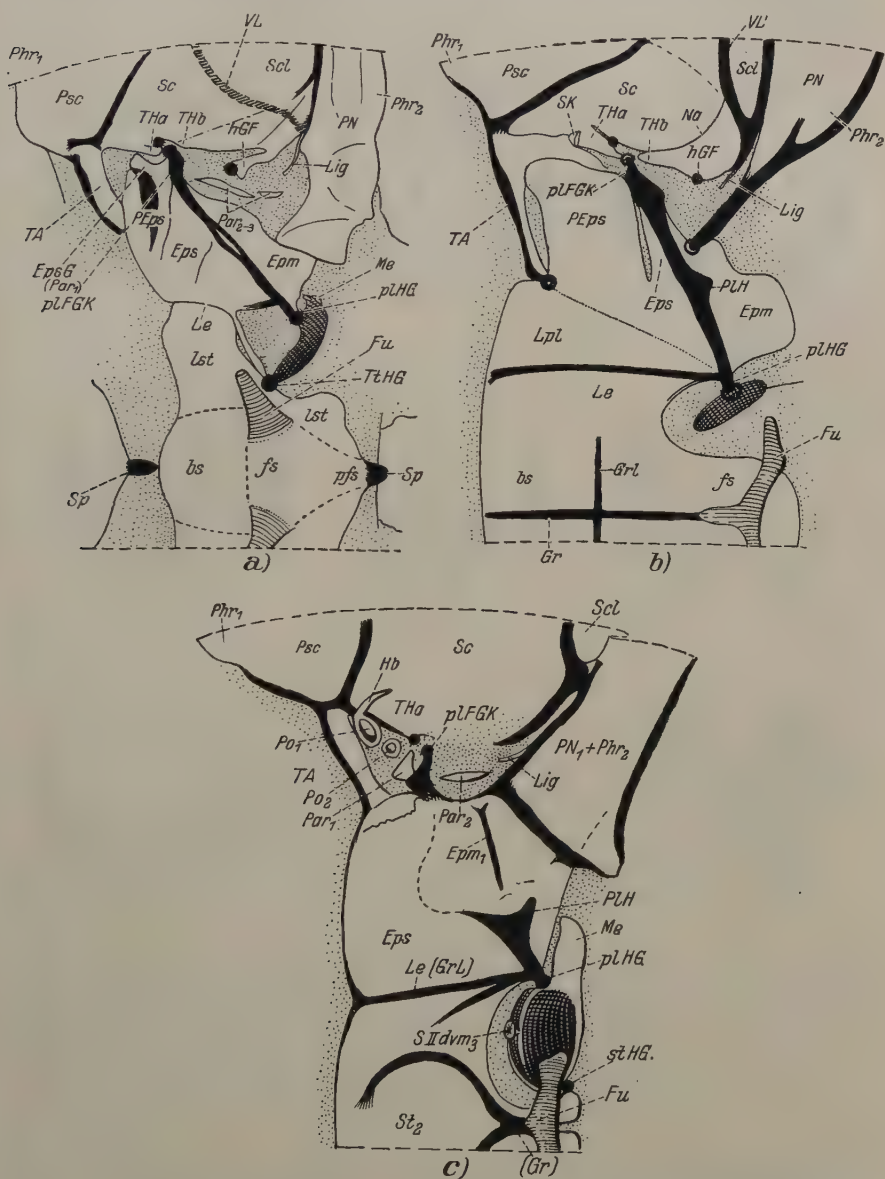


Abb. 34. a *Perlide*. b *Aphis fabae*. c *Psylla mali*. Schemata des Mesothoraxskeletts. Das Segment ist median durchschnitten, die rechte Hälfte in einer Ebene ausgebreitet, von der Innenseite gesehen. Membranen punktiert, Sklerite weiß, Verdickungsleisten schwarz, Furca schraffiert, Gelenke als schwarze Kreise dargestellt. Innenseite der Hülte gekreuzt schraffiert.

mit wohl erkennbarer Pleuralleiste und dementsprechend deutlich unterscheidbarem Episternum und Epimerum. Bei den Cercopiden (und Jassiden) gehen aber, wie ich selbst feststellen konnte, die wichtigsten Sprungmuskeln nicht vom Sternum aus wie bei *Psylla*, sondern vom

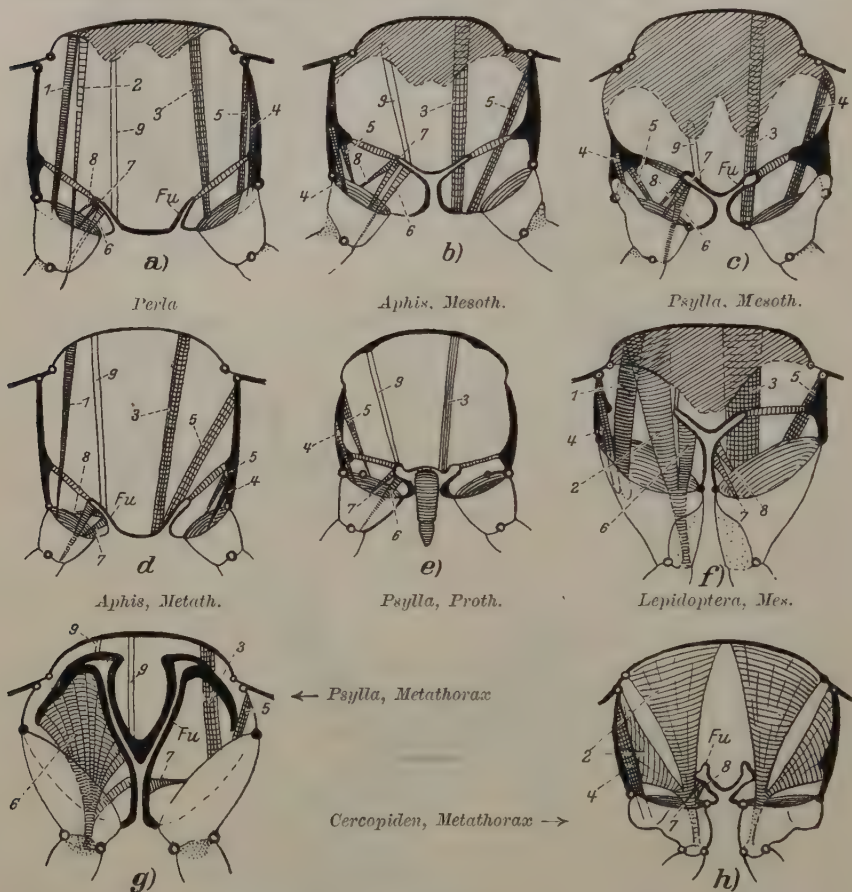


Abb. 35. Schematische Querschnitte durch Thoraxsegmente, von hinten gesehen. In die Schnittebene sind die wichtigsten Muskelzüge, die Hüften und die Innenskelettgebilde projiziert. Phragmen schief schraffiert, Pleuralleiste schwarz, ebenso Furca, funktionierende Gelenke als leere, untätige als Vollkreise dargestellt, Muskeln mit folgenden Zahlen bezeichnet. 1. Dorsoventraler (epimeraler) Hüftmuskel; 2. Dorsoventraler Trochantermuskel; 3. Dorsoventraler (episternaler) Muskel (indirekter Flugmuskel); 4. Epimeraler Pleuralmuskel; 5. Episternaler Pleuralmuskel; 6. Sternalr Beinmuskel bm_2 (Trochantermuskel); 7. Sternalr Beinmuskel bm_3 (Hüftmuskel); 8. Dorsoventraler Intersegmentalmuskel.

Tergum und der Pleura (Abb. 35 g, h). Der dorsoventrale Trochantermuskel, der auch bei den Lepidopteren (Abb. 35 f) eine große Rolle spielt, bei *Psylla* und *Aphis* aber völlig fehlt, hat sich bei den Cercopiden erhalten und nach der Pleura hin ausgedehnt. Daß der Muskel nicht nur

bei *Psylla*, sondern auch bei *Aphis* fehlt, und zwar in allen Segmenten, scheint die Aphiden und Psylliden einander systematisch zu nähern, doch widersprechen dem andere Eigenschaften, wie oben schon öfters erwähnt. Jedenfalls aber kann eine nahe Verwandtschaft der Cicaden und Psylliden nicht von ihrem ähnlichen Thoraxbau hergeleitet werden, denn wir sehen, daß die Ähnlichkeit in wesentlichen Punkten nur oberflächlich ist und daß speziell die Sprungbewegung bei beiden auf ganz verschiedenen Grundlagen beruht. Soweit meine bisherigen Feststellungen reichen, kann ich dasselbe von den Psylliden und Aleurodiden behaupten. Die Abänderung, die die Metapleura von *Psylla* erlitt und die sie als ein Anhängsel des Sternums erscheinen läßt, hängt also mit der extremen Überentwicklung des Sternums, seines Innenskeletts und seiner Muskulatur sowie der Hüften zusammen. Letztere sind, mit der Mittelhüfte verglichen, relativ viel größer als die der Cercopiden (Abb. 35 g, h), der Jassiden und Membraciden und spielen beim Sprung auch eine ganz andere Rolle wie bei diesen.

3. Die Sterna.

Im Metathorax ist bei *Psylla* das Sternum ganz außerordentlich verstärkt (Abb. 35 g), allerdings ist es von außen kaum sichtbar. Die Verstärkung zielt ja auch nur darauf ab, die Ansatzstellen für die Beinmuskeln zu vergrößern. So entfaltet sich denn die Furca ganz ungehemmt (wieder im Gegensatz zur Metafurca der Cercopiden, die sehr bescheiden bleibt) und füllt, bis auf einen kleinen medialen Hohlraum, mit den an ihr entspringenden Muskeln zusammen, das Lumen des Segmentes völlig aus.

Demgegenüber erscheint das Sternum des Mesothorax (Abb. 35 c), obgleich von ihm auf der Außenseite des Körpers mehr zu sehen ist als vom Metasternum, klein und dem von *Aphis* ähnlich (Abb. 35 b). Eine postcoxale Brücke fehlt wie bei diesem und die präcoxale Brücke ist breit. Sie bildet die Ansatzfläche für die dorsoventralen und episternalen Flugmuskeln. Die geringe Breite dieser Brücke im Metathorax ist wohl darauf zurückzuführen, daß die betreffenden Muskeln hier nur wenig Bedeutung haben. Die Brücke dient hier der Festigung des pleuralsternalen Komplexes und ist daher leistenartig verdickt, aber nicht breit. Ähnliches gilt von der im Metathorax von *Psylla* vorhandenen allerdings schwächeren postcoxalen Brücke. Daß eine solche durchaus nicht immer im Metathorax vorkommt, zeigt das Metasternum von *Aphis*, das bei sehr primitivem Bau (Abb. 35 d) eine postcoxale Brücke völlig vermissen läßt. Die Ausbildung der postcoxalen Brücke im Metathorax von *Psylla* hängt also wieder mit der Ausbildung der Sprungbeine und speziell der Umgestaltung der Hüfte zusammen (siehe auch den Metathorax der Lepidopteren, WEBER 1928).

Das Innenskelett des Mesosternums von *Psylla* ähnelt dem von *Aphis*. Die ursprünglich (siehe *Perla* Abb. 34 a und 35 a, *Aphis*, Metathorax, Abb. 35 d) getrennten Furcaäste sind bei beiden auf eine unpaare Basis gerückt. Die von der Furca nach vorn gehenden Leisten sind aber, wie Abb. 34 zeigt, bei *Aphis* und *Psylla* verschieden gebaut, auch wohl morphologisch nicht miteinander vergleichbar.

Das Prosternum ist völlig von der Pleura getrennt und, im Zusammenhang mit der Verlagerung des Vorderkopfes, zur Basis des Labiums geworden. Es ist dabei scheinbar völlig ins Innere des Körpers zu liegen gekommen (Abb. 35 e) und als Prosternum fast nur an der von ihm ausgehenden, fast unveränderten Muskulatur zu erkennen. Es scheint, daß das Prosternum der Coccidenweibchen sich ähnlich verhält, die anderen Homopteren zeigen dagegen normale Lage und Ausbildung des Prothorax, *Cicada* hat sogar eine sehr innige pleuralsternale Verbindung.

Eine vergleichende Übersicht über die Morphologie des Skeletts und der wichtigsten Muskelzüge des Thorax von *Psylla* gibt Abb. 35. In ihr sind die morphologischen Resultate des vorstehenden Abschnittes zusammengefaßt. Mit ihrer Hilfe wird es auch leicht möglich sein, den Anschluß an die in meinen früheren Arbeiten behandelten, allgemein morphologischen Fragen zu finden, deren ausführliche Besprechung im Rahmen der vorliegenden Arbeit zu weit geführt hätte, zum Teil auch im Sinne der Ausführungen von S. 101 verfrüht gewesen wäre.

V. Schluß.

Zu den in den drei vorstehenden Abschnitten zusammengefaßten Ergebnissen der Untersuchung des Thorax kommen folgende Ergebnisse der Untersuchung des Kopfes:

In Übereinstimmung mit den Cocciden-♀, im Gegensatz zu den meisten anderen Homopteren, insbesondere auch zu den Aleurodiden, ist bei den Psylliden der *Vorderkopf* auf die Ventralseite gerückt; das Labium ist dabei hinter die Vorderhüften zu liegen gekommen.

Das *Epicranium* ist vom Vorderkopf völlig getrennt und bildet eine scheinbare Kopfkapsel, die die Fühler und Augen trägt und das Cerebralganglion enthält.

Im *Vorderkopf* der Imago sind die *Laminae mandibulares* reduziert und mit seitlichen membranösen Wülsten verschmolzen. Die *Laminae maxillares* bilden die Seitenwände des Vorderkopfes und riegeln die Reste der *Laminae mandibulares* von den mandibularen Stechborsten ab. Eine chitinöse Verbindung zwischen diesen und der Kopfwand besteht nicht, nur die maxillaren Borsten sind mit je einem Artikulationshebel an der Kopfwand befestigt.

Das *Entstehen* dieser spezifischen Merkmale des Vorderkopfes läßt sich im Laufe der Larvenentwicklung beobachten. Die Umbildung der

Laminae mandibulares hängt damit zusammen, daß diese bei der Larve zum Festhalten der frei getragenen Stechborstenschleife dienen.

Die *Laminae maxillares* sind von den Wülsten verdeckt, aber normal gebaut. Der *Hypopharynx* ist mit dem Tentorium durch ein Paar von Chitinbändern verbunden, nach vorn und oben offen, sonst aber normal gebaut. Die *Speichelpumpe* ist eine Saugdruckpumpe, deren Bau und Funktion von dem bei den Hemipteren üblichen Typ erheblich abweicht. Die Arme des *Tentoriums* sind sehr flach, sonst aber normal.

Die *Mundpumpe* wird als ein Teil des Pharynx betrachtet, sie hat den typischen Bau, der Hinterpharynx ist sehr klein und nur mit einem Muskel versehen.

Die *Mundhöhle* besitzt ein Paar von einfachen Mundknöpfen, die denen der Chermesiden mehr ähneln als denen der Aphiden.

Die *Stechborsten* bewegen sich mittels Pro- und Retraktoren innerhalb des Vorderkopfes in glatten Bahnen, die von den eng zusammengeschlossenen umliegenden Teilen (Clypeus, Hypopharynx, Laminae) gebildet werden. Ein Ausweichen nach den Seiten ist ihnen daher unmöglich.

Das *Labium* ist dreigliedrig, zwischen dem Basalglied und dem zweiten Glied knieförmig geknickt und ohne eigene Muskeln, mit Ausnahme eines das Endglied bewegenden Muskels. Die Bewegung der Basis des Labiums übernehmen die Muskeln des Prosternums.

Zwischen Hypopharynx und Labium liegt eine Tasche für das Stechborstenbündel, die *Crumena*, die der Larve fehlt. Sie entwickelt sich vor der letzten Häutung als Einstülpung der Hypodermis.

Es bleiben noch einige Worte über das in der Einleitung gekennzeichnete Problem der Homopterensystematik zu sagen. Die vorliegende Arbeit hat gezeigt, daß dieses Problem sehr verwickelt ist. Die Psylliden haben wohl viele Eigenschaften mit den Cicadinen gemein, doch nicht so viel, wie es auf den ersten Blick scheint. Die Sprungbeine sind z. B. in beiden Gruppen genetisch verschieden. Dazu kommt, daß die Aphiden manche Eigentümlichkeiten mit den Cicadinen und den Aleurodiden teilen, mit den Psylliden aber nicht (Vorderkopf!). Im Bau des Sprungbeines scheinen die Aleurodiden den Jassiden und Cereopiden mehr zu ähneln als den Psylliden. Genauereres darüber kann erst eine eingehende morphologische Untersuchung der Aleurodiden ergeben. Eine solche wurde von mir bereits eingeleitet. Ein abschließendes Urteil über die Verwandtschaftsbeziehungen der Cicadinen, Aphiden, Psylliden, Aleurodiden und Cocciden ist daher noch nicht möglich, doch scheint das, was bis jetzt bekannt ist, mehr für HANDLIRSCHS als für BÖRNER'S System zu sprechen (vgl. S. 60).

VI. Literaturverzeichnis.

1. **Awati, P. R.:** The apple sucker, with notes on the pear sucker. *Ann. of applied Biol.* **1** (1914/15). — 2. **Amans, P. C.:** Comparaisons des organes du vol dans la série animale. *Ann. des Sci. natur. Zool.*, 4. s., **19** (1885). — 3. **Berlese, A.:** Le cocciniglie italiane vivante sugli agrumi. Parte 1, *Riv. Pat. veget.* **2** (1893); parte 2: ebenda; **3** (1894); parte 3, ebenda **4, 5** (1895 und 1896). — 4. **Gli Insetti.** *Sa. Editrice Libreria.* **1.** Milano 1909. — 5. **Börner, C.:** Zur Klärung der Bein-gliederung der Ateloceraten. *Zool. Anz.* **27** (1904). — 6. Zur Systematik der Hexapoden. Ebenda **27** (1904). — 7. Die Flügeladerung der *Aphidina* und *Psyllina*. Ebenda **36** (1910). — 8. Eine monographische Studie über die Chermiden. *Arb. biol. Reichsanst. Land- u. Forstwiss.* **6** (1908). — 9. Die Verwandlungen der Insekten. (Vorl. Mitt.) Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. Nr 5 (1909). — 10. Die Gliedmaßen der Arthropoden. *Langs Handbuch der Morphologie.* Jena 1914. — 11. **Brittain, W. H.:** The morphology and synonymy of *Psyllia mali* Schmidberger. *Proc. Acad. Ent. Soc. N. Brunswick* 1922. — 12. **Brocher, F.:** L'appareil buccal des larves de *Psylla pyrisuga*. *Ann. Soc. Ent. France* **94** (1925). — 13. **Bugnion, E. et Popoff, N.:** Les pièces buccales des Hémiptères. *Arch. Zool. expér.* 5. s., **7** (1911). — 14. **Burgess, E.:** The structure of the mouth in the larva of *Dityscus*. *Pro. Boston. Soc. Nat. Hist.* **21** (1883). — 15. **Burmeister, H.:** Handbuch der Entomologie. **2** (1839). — 16. **Crawford:** A monograph of the jumping plant lice or Psyllidae of the New World. *N. S. Nat. Bull.* **85** (1914). — 17. **Davidson, J.:** On the mouthparts and the mechanism of suction in *Schizoneura lanigera* Hausm. *J. Linn. Soc. Zool.* **32** (1914). — 18. **Doering, K.:** Biology and morphology of *Lepyronia quadrangularis* (Say). Homoptera, Cercopidae. *Kans. Univ. Sci. Bull.* **14**, Ent. Nr V (1922). — 19. **Eidmann, H.:** Vergl. anatomische Studien über die Pharynxmuskulatur der Insekten. *Zool. Anz.* **62** (1925). — 20. **Graber, V.:** Die Insekten. München 1877. — 21. **Grove, A. S.:** The anatomy of the head and mouth parts of *Psylla mali*. *Parasitology* **11** (1919). — 22. **Handlirsch:** Palaeontologie und Systematik. In: Schröders Handbuch der Entomologie **3.** Jena. — 23. **Heymons, R.:** Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten. *Nova Acta* **4** (1899). — 24. **Insekten.** Brehms Tierleben. Leipzig und Wien 1915. — 25 a. **Minkiewicz, St.:** A study in the morphology and biology of *Psylla mali*. *Verh. 3. internat. Ent.-Kongr.* 1925. — 25 b. The apple sucker. *Psylla mali* Schmidb. Part I. Morphology. *Bull. Acad. Polonaise des Sciences et des Lettres* **1924**, Sér. B. — 26. **Quaintance and Baker:** Classification of the Aleyrodidae. Part I 1913, Part II 1914. U. S. Dept. Agr. Bur. Ent. Tech. Ser. Nr 27. — 27. **Snodgrass, R. E.:** The thorax of the insects and the articulation of the wings. *Proc. U. S. Nat. Mus.* **36** (1909). — 28. The head and mouth parts of cicada. *Proc. Ent. Soc. Wash.* **29** (1927). — 29. Morphology and mechanism of the insect thorax. *Smithsonian miscellaneous collections* **80**, Nr 1 (1927). — 30. **Stough:** The hackberry psylla, *Pachypsylla C. mamma*. *Kansas Univ. S. Bull.* **5** (1910). — 31. **Stellwaag:** Die Weinbauinsekten der Kulturländer. Berlin 1928. — 32. **v. Uexküll, J.:** Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin 1922. — 33. **Voß, Fr.:** Über den Thorax von *Gryllus domesticus*. *Z. Zool.* **78** (1905); **100/101** (1912). — 34. **Weber, H.:** Das Grundsche-ma des Pterygotenthorax. 1. Mitt. *Zool. Anz.* **60**, 17/37 (1924). — 35. 2. Mitt. Ebenda **60**, 57—83 (1924). — 36. Das Thorakalskelett der Lepidopteren. *Z. Anat.* **73**, 277—331 (1924). — 37. Der Thorax der Hornisse. *Zool. Jb., Abt. Anat.* **47**, 1—100 (1925). — 38. Skelett, Muskulatur und Darm der schwarzen Blattlaus, *Aphis fabae* Scop. *Zoologica* (1928). — 39. Die Gliederung der Sternopleuralregion des Lepidopteren-thorax. eine vergl. morph. Studie zur Subcoxaltheorie. *Z. wiss. Zool.* **131** (1928). — 40. Zur vergleichenden Physiologie der Saugorgane der Hemipteren. *Z. vergl. Physiol.*

8 (1928). — 41. Witlaczil, E.: Zur Anatomie der Aphiden. Arb. zool. Inst. Wien 4 (1882). — 42. Zur Anatomie der Psylliden. Z. wiss. Zool. 42 (1885). — 43. Zur Morphologie und Anatomie der Cocciden. Ebenda 43 (1886).

Weitere Literatur über den Kopf siehe in Nr. 17, 23, 28, 38, 40; über den Thorax in Nr. 29, 33, 34—39.

VII. Erklärung der Abkürzungen.

- aB*, alte Stechborste;
ACL, Anteclypeus;
An, Analader;
Ant, Antenne;
Ax₁, vorderes Tergalgelenkstück;
Ax₂, Mittelgelenkstück;
Ax₃, Analwurzelstück;
Bas, Basalstück der Krallen;
BM, Bauchmark;
BN, Beinnerv;
bs, Basisternit;
BTr, Beintrachee;
C, Costa;
CGg, Cerebralganglion;
ChB, sehnenartige Brücke zwischen Hypopharynx und *Ttv*;
ChS, Chitinstab zwischen *Hyp* und *Cr*;
Cr, Crumena;
Cu, Cubitus;
Cup, Cupula;
Cx, Coxa;
Epm, Epimerum;
Eps, Episternum;
F, mediane Furche des Epicraniums;
Fe, Femur;
Fl, Flügelfläche;
FrK, Frontalkegel;
FrOc, Frontalocellus;
fs, Furcasternit;
Fu, Furca;
Gg, Vorderlappen des *CGg*;
Gr₂, medianer Grat des Sternums von *Aphis*;
GrL, lateraler Grat des Sternums von *Aphis*;
GrN, Grenznaht zwischen Sternum u. Pleura;
Hb, hebelartiger Fortsatz von *Po₁*;
HFl, Hinterflügel;
hGF, hinteres tergales Flügelgelenk;
Hyp, Hypopharynx;
KPl, Kehlplatte (Rest);
Kr, Kralle;
KrS, Krallensehne;
KSt, Rest der Brücke zwischen Epicranium und Vorderkopf;
L, maxillärer Protractorarm;
Lb, Labium;
Le = GrN;
Lig, Flügelligament;
L.mand., Lamina mandibularis;
L.max., Lamina maxillaris;
LV, verdickter Vorderrand von *PCI*;
M, „Media, in Abb. 12 Muskeln;
Md, mandibuläre Stechborste;
Me, Meron;
Mer, Meracanthus;
MH, Mundhöhle;
MKn, Mundknopf;
MP, Mundpumpe (oraler Teil des Pharynx);
Mx, maxilläre Stechborste;
N, Nerv;
Na, sekundäre Naht des Scutums;
N₁, Notum;
nB, neue Borste;
NG, Nahrungsgang des Borstenbündels;
NH, Nackenhaut;
Oc, Ocellus;
OL, Oberlippe;
Ös, Ösophagus;
Öse, Borstenöse des Labiums;
P, Pistill;
Par₁, Basalare, Episternalgelenkstück;
Par₂, Subalare, Epimeralgelenkstück;
PCI, Postclypeus;
pcx, postcoxale Brücke;
PEps, Praeepisternum;
Peri, Peritrema;
PK, Pumpenkanal;
Ph, Pharynx;
Phr, Phragma;
Pl, Pleura;
plFGK, pleuraler Flügelgelenkkopf;
PlH, Pleuralhaken;
plHG, pleurales Hüftgelenk;
PlL, Pleuralleiste;

- PlN*, Pleuralnaht;
PN, Postnotum;
Po₁, Hautpolster der Flügelbasis;
Po₂, Tegula;
Pps, Parapside;
prcx, präcoxale Brücke;
ps, Prästernit;
Psc, Präscutum;
PT, Prätarsus;
Pul, Pulvillus;
QL, Trennungsleiste zwischen *OL* und *ACL*;
R, Radius;
S (vor Muskeln), Sehne;
Sbc, Subcosta;
Sc, Scutum;
Scl, Scutellum;
Se, Sehnensartiges Apodem der Mandibularborste;
SGg, Subösophalganglion;
SK, Sehnenkappe;
SKg, Sinneskegel;
sN, sekundäre Naht bzw. Leiste des Mesepimerums;
Sp, Spina;
SpDr, Speicheldrüse;
SpG, Speichelgang im Borstenbündel;
SpG', Ausführgang der Speicheldrüse;
SpP, Speichelpumpe;
St, Sternum;
StB, Stechborstenbündel;
Stg, Stigma;
stHG, sternales Hüftgelenk;
Stif, Sinnesstiftchen;
SZ, Sinnesorgan am Mundhöhlendach,
Ta_{1,2}, 1. und 2. Tarsalglied;
TA, Tergalarm;
THa, vorderer Tergalhebel;
THb, hinterer Tergalhebel;
Ti, Tibia;
ThGg, thorakale Ganglienmasse;
Tr, Trachee, Trochanter;
TrA, Tracheenäste, die in den *IIIdm₁* eindringen;
trGa, b, Hüft-Trochantergelenk;
TrHG, trochantinales Hüftgelenk;
TrS, Trochantersehne;
TSp, Tergalspalt;
Tt, Trochantinus;
Ttq, Ttd, Ttv, Arme des Tentoriums.
Ttr = Ttv;
Ver, Verbindungsstück zwischen *KrS* und *Bas*;
VFL, Vorderflügel;
VL, V.-Leiste;
W, Lateralwülste;
Za, Sprungzapfen;
Zus, Zusatzstück zu *Ax₂*.

Die Indices 1, 2, 3 bedeuten Zugehörigkeit zu den drei Thorakalsegmenten, I, II usw. zu den Abdominalsegmenten, wenn sich oben nichts anderes ergibt.

Verzeichnis der Muskeln.

1. des Kopfes:

- m.dil.*, M. dilatator pharyngis;
m.retr.mand₁₋₄, M. retractor setae mandibularis primus, secundus, tertius, quartus;
m.add.mand., M. adductor setae mandibularis;
m.protr.mand_{1, 2}, M. protractor setae mandibularis primus u. secundus;
m.retr.max._{1, 2}, M. retractor setae maxillaris primus und secundus;
m.protr.max._{1, 2}, M. protractor setae maxillaris primus und secundus;
m.retr.pist., M. retractor pistilli;
m.dil.cup., M. dilatator cupulae;
m.depr.phar., M. depressor pharyngis;
m.tent_{1, 2}, M. tentorii primus und secundus;
m.ant.₁₋₃, M. antennalis primus—tertius;
m.lab₁₋₃, M. labii primus—tertius.

2. des Thorax:

a) Segmentale:

- m.fl.p.inf.*_{1, 2}, M. flexor praetarsi inferior primus und secundus;
m.fl.p.sup., M. flexor praetarsi superior;
*m.fl.t.*₁₋₅, M. flexor tarsi primus—quintus;
m.ext.t., M. extensor tarsi;
m.fl.ti., M. flexor tibiae;
m.ext.ti., M. extensor tibiae;
*m.rot.fem.*₁₋₃, M. rotator femoris primus—tertius;
*m.cox.*₁₋₃, M. coxalis primus—tertius;
*bm.*₁₋₃, M. pedalis (sternalis) primus—tertius;
*dvm.*₁₋₅, M. dorsoventralis primus—quintus;
*pm.*₁₋₇, M. pleuralis primus—septimus;
*zm.*₁₋₃, M. furcae lateralis primus—tertius;

b) Intersegmentale:

- O, I, II, III dlm.*, M. dorsalis labii, M. pronoti, mesonoti, metanoti;
O, I, II, III vlm., M. sternalis labii, M. prosterni, mesosterni, metasterni;
ism., M. dorsoventralis intersegmentalis.

Die Vorzeichen *I, II, III, Ia . . .* bedeuten bei Segmentalmuskeln Zugehörigkeit zu einem bestimmten Thorax, bzw. Abdominalsegment, Intersegmentalmuskeln werden mit dem Vorzeichen des vorhergehenden Segments bezeichnet. *O* bedeutet Labialsegment. (Die Bezeichnungen entsprechen annähernd denen von Voss.) Vgl. Tabelle 7 und Abb. 35.

BIOLOGISCHE REISESTUDIEN IN SÜDAMERIKA.

IX. GÜRTELTIERE¹.

Von

HANS KRIEG

(München).

Mit 16 Textabbildungen.

(Eingegangen am 22. Oktober 1928.)

Es sollen hier einige Beobachtungen veröffentlicht werden, die ich in den Jahren 1922—1926 gemacht habe. Die beigefügten Bilder stammen nur zum Teil von mir selbst und zwar von meiner ersten Reise (1922/24), auf welcher ich außer den zentralen Teilen Argentiniens (einschließlich Córdoba und Mendoza) auch große Teile des Chaco südlich vom Rio Pilcomayo, Nordpatagoniens, der Kordillere, Süd- und Mittelchiles kennen gelernt habe. Die meisten photographischen Aufnahmen sind von meinem Freunde Dr. ERWIN LINDNER anlässlich der von mir geleiteten „Deutschen Chaco-Expedition“ (1925/26) aufgenommen worden.

Meine Beobachtungen erstrecken sich auf *Dasypus villosus* DESM., *Zaëdius ciliatus* FISCH., *Priodontes giganteus* E. GEOFF., *Tolypeutes conurus* JS. GEOFF., *Tatus hybridus* DESM. und *Tatus novemcinctus* L.; *Chlamydophorus truncatus* HARL. bzw. *retusus* BURM. habe ich nicht selbst gefunden, bringe über sie aber einige geographische Angaben.

Die Beobachtungsgebiete liegen ausschließlich südlich von 17° südlicher Breite und westlich vom Rio Paraguay und Paraná.

Ich lege das Hauptgewicht der Beschreibung auf *Dasypus villosus*, weil ich ihn am häufigsten beobachtet und gefangen habe, sowie auf das biologisch wenig bekannte Riesengürteltier (*Priodontes*). Der *Dasypus* gewidmete Abschnitt enthält auch vergleichende Hinweise auf die anderen Gürteltierarten.

I. *Dasypus villosus* Desm., Borstengürteltier.

Diese Form wird in Argentinien allgemein als „*Peludo*“ bezeichnet (peludo, spanisch: „borstig, haarig“). In den zentralen Teilen Argentiniens ist der Peludo bei weitem die häufigste Gürteltierart. Die „*Mulita*“

¹ Nr. I—VIII sind in dieser Zeitschrift erschienen. Nr. X (Schwarze Brüllaffen) in der Zeitschrift für Säugetierkunde Bd. II, 1928, Nr. XI (Scheckungen argentin. Pferde) Z. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. 34, 1924, XII (Studien über Verwilderung usw.) Arch. f. Rassen- u. Gesbiol. 1925.

(span.: Maultierchen), *Tatus hybridus*, die dort ebenfalls vorkommt, ist viel seltener (siehe unten). Nach meinen Beobachtungen bevorzugt der *Peludo* mehr als alle anderen mir aus ihrer Heimat bekannten Gürteltiere den baumlosen Kamp. Wo allerdings dieser Kamp im Laufe der

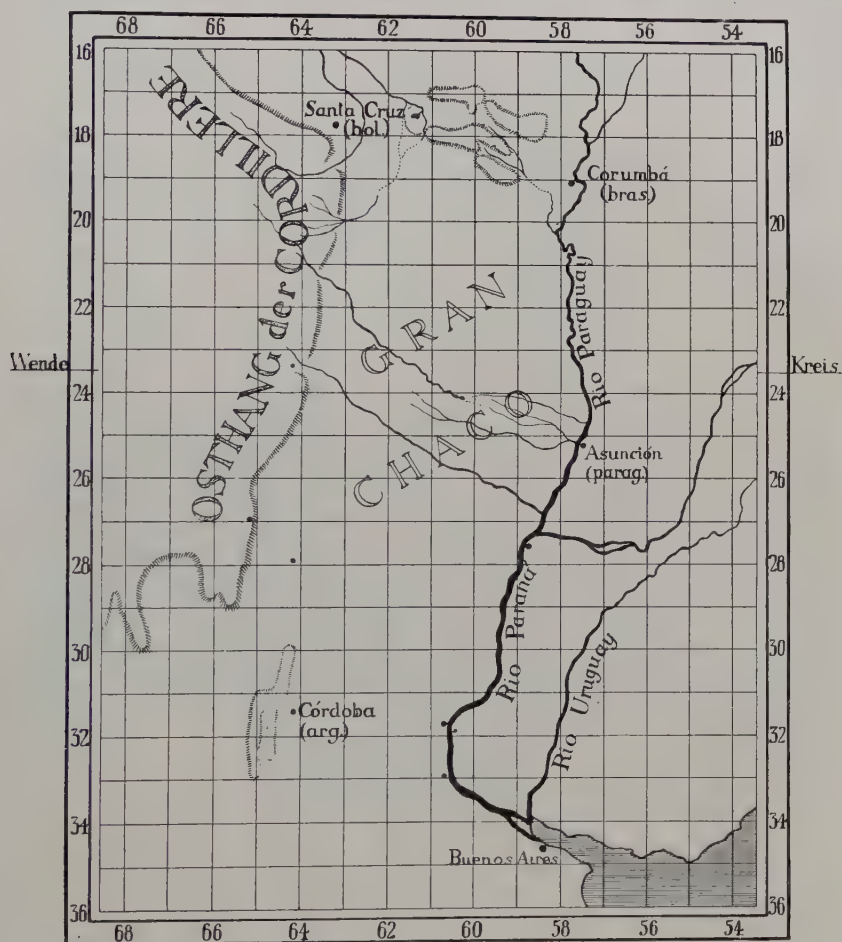


Abb. 1. Übersichtskarte.

letzten Jahrzehnte verhältnismäßig stark besiedelt wurde, wie im nördlichen Teil der Provinz Buenos Aires und im Süden und der Mitte der Provinz Santa Fé, ist er stark im Abnehmen begriffen. In jenen Gegenden sind die sehr extensiven Wirtschaftsbetriebe alten Stils immer mehr in intensivere Betriebe übergegangen. Der unberührte, jungfräuliche Kamp verschwindet immer mehr, und vielfach sind an seine Stelle künst-

lich bestellte Alfalfa- (= Luzerne-) Weiden getreten. Der Wertzuwachs des Bodens verlangte seine stärkere Ausnutzung. An Stelle der großen, kaum behüteten Herden der Kreolenrinder traten pflegebedürftigere, raschwüchsige Mischlinge mit englischen Hochzuchtrindern, und auch diese Betriebe schrumpfen immer mehr zusammen und machen allmählich ganz dem Anbau von Mais, Weizen und Lein Platz. Immer mehr werden alte Latifundien in kleine Parzellen von 100—200 Hektar Größe eingeteilt, deren jede ihren eigenen Pächter oder Besitzer hat.



Abb. 2. Landschaft von der südlichen Gran Chaco-Grenze. Übergang zum baumlosen Kamp. Norden der Provinz Santa Fé (Argent.). Die Bäume sind dornige Leguminosen; vorne ein etwa 6 m hoher Chañar (*Gourliaea*) mit einem Nest vom Carancho (*Polyborus*). Milieu für *Dasyppus villosus* (häufig) und *Tatus hybridus* (seltener). Diese Region geht nach Süden in freien Kamp über (Milieu für *Dasyppus*).

Und die sehr zahlreichen, vernachlässigten Hunde dieser Ackerbauern lassen den Gürteltieren keine Ruhe. Auch die Menschen fangen sie, wo sie können, um sie zu essen. So kann man in manchen Gegenden, wo es von Beutelratten noch wimmelt und auch die Stinktiere nicht selten sind, wochenlang keinen *Peludo* zu Gesicht bekommen.

Ganz auffallend häufig aber fand ich den *Peludo* noch im Norden der Provinz Santa Fé (Estancia La Prusia bei Maria Eugenia). Dort ist die Wirtschaftsform noch recht extensiv, das Land dünn bevölkert. Da, als ich dort war (1924), begonnen wurde, mehr Land unter Pflug zu nehmen und besonders mit Lein zu bebauen, und da die Gürteltiere den lockeren Ackerboden dem ungepflügten Kamp vorzogen, mußte der mir befreund-

dete Estanciero ihre Zahl eindämmen. Er versprach seinen Peonen für jeden abgelieferten Gürteltierkopf fünf Centavos, und schon nach wenigen Wochen waren einige hundert Köpfe abgeliefert. Es waren fast ausschließlich Köpfe von *Dasyppus villosus*, nur einige wenige von *Tatus hybridus*. Die Kreolen fangen die Gürteltiere bei Mondschein mit den Hunden. Ich habe solche Jagden häufig mitgemacht und an anderer Stelle eine Schilderung davon gegeben¹. Etwa hundert Schädel und einige Skelette habe ich damals mitgenommen und der Naturaliensammlung in Stuttgart übergeben.

Je weiter man von Zentralargentinien nach Norden und Nordwesten kommt, gegen die Provinz Santiago del Estero und die Gobernacion del Chaco hin, um so mehr findet man den freien Kamp durch Gehölze und Buschbestände unterbrochen. In

dieser Landschaft, die vielfach als „Chaco santafecino“ bezeichnet wird und geographisch den Übergang zum Gran Chaco bildet, tritt *Dasyppus villosus* in seinem Zahlenverhältnis zu *Tatus hybridus* immer mehr zurück. Schon innerhalb des Gebietes der Provinz Santa Fé tritt zu *Tatus hybridus* auch — wenn auch noch selten — der viel stattlichere *Tatus novemcinctus* (siehe unten), und weiter nördlich und nordwestlich, auch



Abb. 3. Östlicher Gran Chaco. Parklandschaft mit Quebracho (Schinopsis), Leguminosen (Prosopis, Pithecolobium u. a.), Wachspalmen (Copernicia), Milieu für *Tatus* (häufig), *Tolypeutes* (häufig), *Dasyppus* (seltener), *Priodontes* (selten, bevorzugt stärkeren Baumwuchs).

¹ KRIEG: Urwald und Kamp. Stuttgart: Verlag Strecker & Schröder.

das Kugelgürteltier, *Tolypeutes conurus* und das Riesengürteltier *Prionodontes giganteus*.

Im eigentlichen, unberührten Chaco fand ich *Dasypus villosus* verhältnismäßig selten (die Tobaindianer nennen ihn „lapám“), häufiger die beiden *Tatus*-Arten (*tabinéc*, *tabinéc eltaá*), am häufigsten das Kugelgürteltier (*mogusagán*). An vielen Stellen konnte auch das Riesengürteltier *Prionodontes giganteus* (*tamaló*) festgestellt werden, und in den trockenen Buschwäldern des östlichen Chaco trafen wir häufig eine zweite, dem *Dasypus* nahestehende Form, das Zwerggürteltier, *Zaëdius ciliatus*. Am



Abb. 4. Westlicher Gran Chaco. Trockenlandschaft. Milieu für *Zaëdius*.

Fuß der Kordillere scheint dann als siebente und letzte Form *Chlamyphorus retusus* (?) vorzukommen.

Zweifellos sind diejenigen Gürteltierarten, die am wenigsten auf Grabfähigkeit spezialisiert sind, am ehesten in baumbestandenen Gegenden zu finden, aber die ausgezeichneten Wühler, wie *Dasypus villosus*, meiden solche Gegenden; nicht etwa wegen der Bäume an sich, sondern vielmehr wegen ihrer Wurzeln, die ihnen beim Graben im Wege stehen. Nur auf das Riesengürteltier trifft diese Annahme nicht zu: es gräbt vorzüglich und bevorzugt den Wald. Aber seine enorme Muskelkraft und die Stärke und Schärfe seiner Mittelkrallen lassen es Widerstände im Erdreich leichter überwinden (siehe unten).

Wenn ich im Norden der Provinz Santa Fé Gürteltiere der Gattung

Tatus (hybridus und novemcinctus) fangen wollte, führten mich die Peones auf unseren nächtlichen Ritten stets an den Rand der Gehölze oder zwischen die lockeren Bestände der Tusca-, Chañar- und jungen Algarrobobüsche. Diese Gürteltiere sind bessere Läufer, aber schlechtere Wühler als *Dasypus villosus*; sie sind auch bedeutend wendiger und im Busch sehr schwer zu fangen. Nach meiner Erfahrung sind sie auch am ehesten fähig, sich in jenen Gebieten zu halten, in welchen wegen der Überschwemmungen und Sumpfbildungen zeitweilig jede Grabtätigkeit ausgeschlossen ist.



Abb. 5. Westlicher Gran Chaco. Wintertrockener Buschwald am Rio Pilcomayo von der ersten Bergkuppe der Anden nach Osten hin gesehen. Milieu für *Zaedins* (häufig) und *Tolypeutes* (selten).

Auch *Tolypeutes* wird im Chaco häufig gerade im Walde angetroffen. Im Gegensatz zu manchen Angaben in der Literatur bin ich der Ansicht, daß die Kugelgürteltiere sehr selten und schlecht graben. Im mittleren Chaco sah ich sie in den von Visachas gegrabenen Höhlen verschwinden. Nie habe ich — obgleich ich viele gefangen habe — beobachtet, daß sich ein Kugelgürteltier durch Eingraben retten wollte. Es ist dazu ganz und gar nicht geeignet; es sucht zunächst wegzulaufen und rollt sich in der Not zur Kugel.

Man kann meines Erachtens unter den Gürteltieren schon nach der Form ihres Panzer drei ökologische Typen unterscheiden:

Den ersten bezeichne ich als den *Dasypus*-Typ. Zu ihm gehört

nächst den *Dasypos*-Arten auch *Chlamydophorus* und — weniger typisch — *Priodontes*. Bei diesen Formen ist der Panzer relativ flach gewölbt, sie sind am meisten auf das Graben spezialisiert und haben eine kräftige zweite *Spina scapulae*.



Abb. 6. Schematische Querschnitte durch die Rumpfmittle von Gürteltieren. A *Dasypos*. (Gräbt sehr gut, schützt die Bauchseite durch flaches Hin- und Aufsetzen der Panzerränder.) B *Tatus*. (Gräbt schlechter, läuft gut.) C *Tolypentes*. (Gräbt nicht oder schlecht: schützt die Bauchseite durch Kugelbildung. Lläuft weniger rasch als A und B.)

Der zweite Typus ist derjenige der *Tatus*-Arten: hochgewölbter, schmaler Panzer, gute Lauffähigkeit, mäßige Wühlfähigkeit.

Der dritte ist der *Tolypentes*-Typ: hochgewölbter Panzer, der in der Körpermitte an den freien

Rändern ventralwärts eingebogen ist. Schlechteste Grabfähigkeit, mäßig rascher Lauf, jedoch Fähigkeit zur Kugelbildung.

— *Dasypos villosus* wird im allgemeinen als Nachttier bezeichnet. Das ist im großen ganzen richtig. Aber es darf — wie ja bei den meisten „Nachttieren“, nicht schematisch genommen werden. Ihn, wie andere Gürteltiere, habe ich mehr als einmal bei strahlender Sonne auf der Nahrungssuche angetroffen. Springt man bei solcher Gelegenheit rasch vom Pferde, so versucht er stets zunächst, wegzulaufen, wobei er oft eigentümlich knurrende Laute von sich gibt. Findet er dabei das Loch eines Gürteltieres, einer Erdeule oder eine Viscachahöhle, so verschwindet er sofort darin. Anderenfalls pflegt er nach einiger Zeit den Versuch zu machen, sich einzugraben. In lockerem Lössboden gelingt ihm dies sehr rasch. Wird er erschreckt oder im Laufen eingeholt und fehlt ihm die Zeit und Möglichkeit sich einzugraben, so zieht er die Füße ein (siehe Abbildung von *Zaëdius*, Abb. 8) und setzt den Rand des Panzers auf den Boden auf. Dies ist eine reflektorische Handlung, eine Art „Ersatz“ für das Einrollungsvermögen der Kugelgürteltiere. Sie bildet einen recht wirksamen Schutz gegen Füchse, Hunde und Raubvögel, denen es auf diese Weise erschwert wird, an die weiche, schutzlose Bauchseite des *Peludo* zu gelangen. Gelingt es, ihm kräftig den Fuß auf den Rücken zu setzen, so kann man ihn leicht am Schwanz hochheben. Er macht nie den Versuch zu beißen und auch nicht den zu kratzen, wenn man nicht grobe, zuckende Abwehrbewegungen so deuten will.

Faßt man bei einem sich eingrabenden *Peludo* nicht rasch zu, so entkommt er leicht. Faßt man ihn eben noch am Schwanz, so ist es nur in sehr lockerem Erdreich möglich, ihn daran herauszuziehen. Durch Seitwärtsspreizen der Füße verankert er sich fest, und vor allem dadurch, daß er sich etwas ventralwärts krümmt und sich mit den dadurch frei hervorstehenden Hinterrändern der Schuppenringe festhackt. Die Criollos, welche die Beute ungern im Stiche lassen, stecken ihm in solchen Fällen einen Finger in den After und behaupten, dann gebe er stets nach. Ich pflege ihn mit der Linken am Schwanz festzuhalten und mit dem

Dolch oder einem kleinen Spaten freizumachen. Ich habe *Peludos* bis zu einer Tiefe von etwa 1 m im Erdreich verfolgt. Da der Löß in der Tiefe meist sehr hart ist, kommt das Tier dort nur langsam vorwärts. Die Grabrichtung ist in der Flucht sehr steil, bei scharfer Verfolgung manchmal fast senkrecht. Trägt man ihn am Schwanz heimwärts, was übrigens zu Fuß und zu Pferd recht ermüdend ist, so bleibt er dabei meist ruhig, macht sich aber manchmal plötzlich durch zuckende Bewegungen frei, und die Jagd beginnt von neuem. Man tötet ihn am besten durch Öffnen der Carotiden, aber man muß dabei aufpassen, daß er nicht im gegebenen Augenblick durch reflektorische Abwehrbewegungen mit den Krallen das Messer zum Ableiten bringt. Einen *Peludo* mit Hunden ausgraben zu wollen, ist zwecklos, da auch gut grabende Hunde ihm nicht folgen können. Die Criollos stellen ihn, wie gesagt, bei Nacht mit Hunden, wenn ihn die Dunkelheit sicher macht und er über Land schnürt.

In den Magen fand ich vorwiegend Reste von Insekten und Insektenlarven. Gelegentlich findet man *Peludos* an altem Aas. Ich habe einmal im Chaco (erste Reise) zwei Tiere im Brustraum eines gefallen Rindes gefangen, dessen Knochen die Rabengeier schon fast kahlgefressen hatten. Ob sie sich hier nur an den Fliegenlarven vollgefressen hatten, oder auch an dem fast breiig weichen, verfaulten Fleisch, konnte ich damals nicht sicher feststellen.

Die Begattungszeit dürfte (in der argentinischen Provinz Santa Fé) im September sein. Ich fand Anfang November neugeborene, Mitte November Junge von 20 cm Gesamtlänge (also etwa 2 Wochen alt). Es waren immer zwei, die stets verschiedenen Geschlechtes waren. Bekanntlich ist



Abb. 7. *Dasypus villosus* DESM.; unten neugeborenes Männchen; man sieht Nabelschnur und Penis; oben 2 Wochen altes Weibchen (bei der Fixierung sind aus dem Bauchschnitt Darm-schlingen ausgetreten).

VON IHERING, FERNANDEZ, NEWMAN und PATTERSON bei verschiedenen Spezies von *Tatus* einwandfrei festgestellt worden, daß die zahlreichen Jungen (4—12) eines Wurfes sich aus einem einzigen Ei entwickeln (*Polyembryonie*). Sie sind deshalb natürlich immer gleichgeschlechtig. Bei *Dasypus* handelt es

sich nun ohne Zweifel um den gewöhnlichen Modus der Mehrlingsbildung. Daß in meinen Fällen die bei *Dasypus* in der Regel nur in der Zweizahl gebildeten Jungen immer verschiedengeschlechtig waren, mag Zufall sein, kann aber auch, wie etwa bei den Tauben, eine Regel darstellen, über deren Ursache nichts bekannt ist.

Daß vielfach in der Fachliteratur bei *Dasypus* die Gleichgeschlechtigkeit der Jungen eines Wurfes behauptet wird, kann darauf beruhen, daß beim neugeborenen Weibchen die Scheide schlauchartig vorgestülpt ist und deshalb bei oberflächlicher Betrachtung für einen Penis gehalten werden kann, obwohl bei gleich alten männlichen Tieren der Penis schon über doppelt so lang ist.

Wer sich in Europa schon um die Tierwelt gekümmert hat und nach Südamerika kommt, den erinnert der *Peludo* — wie manche anderen Gürteltiere — in seinem Verhalten an unseren Igel. Es mag schon die ganze Gestalt gewisse grobe Anklänge haben, es mag die Art der Fortbewegung über der Erde, dieses eilige, geschäftige Schnüren, Ähnlichkeiten zeigen, aber noch bedeutend mehr gilt dies vom psychischen Verhalten.

Diese psychischen Ähnlichkeiten stehen natürlich in ursächlicher Wechselwirkung zu denen des Körperbaues, der Organfunktionen, der Lebensweise. Beide Tiere sind Schnüffler und Wühler, wenn auch der Igel nur geringe Grabfähigkeiten hat im Vergleich zum Gürteltier. Beide sind leidlich geschützt durch besondere Eigentümlichkeiten der äußeren Bedeckungen und verzichten auf aktive Verteidigung. Bei beiden steht oben an unter den Sinnen das Witterungsvermögen, an zweiter Stelle das Gehör, an letzter Stelle das Auge; die Schmerzempfindungen sind bei beiden außerordentlich stumpf. Beide haben ähnliche Nahrung und ähnliche Methoden, sie zu finden. Und bei beiden sind die höheren Funktionen des Gehirns wenig entwickelt. Immerhin halte ich diese Funktionen beim Igel für wesentlich differenzierter als etwa beim *Peludo*.

Wenn ich einen soeben gefangenen *Peludo*, welchen ich in den Hof der Estancia gesetzt habe, bei Tage beobachte, dann sehe ich folgendes: er rennt mit großer Geschwindigkeit scheinbar ganz sinnlos an den Mauern entlang, manchmal auch quer über den Hof. Bei seinem Herumrennen zeigt er eine Eigentümlichkeit, die mich an die „Stetigkeit“ bei Pferden oder die hysterische Benommenheit mancher Menschen erinnert, und die man in entsprechend anderer Form bei gefangenen Vögeln, z. B. Habichten, beobachten kann. Er macht dabei den Eindruck, als sei er blind, prallt derb gegen alles, was ihm im Wege steht, wechselt die Richtung, prallt wieder an, bleibt plötzlich ruhig sitzen, hebt den Kopf, bewegt die Schnauze und rennt weiter. Schon nach kurzer Zeit hat er sich die Nase blutig gestoßen, aber das ändert sein Verhalten nicht. Seine psychische Organisation weist ihm nur diesen einen Weg: Vergrößerung

der Wahrscheinlichkeit des Erfolgs durch lebhaften Ortswechsel, wenn auch ohne „System“ oder „Programm“ oder „Urteil“ in der Handlungsweise. Gelangt er dabei an einen Ort, wo seine Krallen irgendeine Möglichkeit der Betätigung finden, etwa ein Drahtgitter oder eine Mauerfuge, so beginnt er sofort ein eifriges Kratzen und Scharren. Er reißt sich die Füße blutig, das stört ihn nicht. Findet er in unserem gepflasterten Hof zufällig die Stelle, wo das Zitronenbäumchen steht und zwischen der Pflasterung 1 qm Erde freiliegt, so muß ich ihn schleunigst packen, daß er sich nicht einwühlt.

Seine Handlungsweise ist in erster Linie darauf gerichtet, sich der fremden Umgebung zu entziehen. Dieser Trieb beherrscht ihn so, daß er seine Furcht vor den einzelnen Teilen dieser Umgebung, vor Menschen, Hunden, klirrenden Glasflaschen, ratternden Maschinen, durchaus überdeckt. Er rennt gegen meine Füße an, sucht wohl auch an ihnen einen Winkel, eine Fuge, um sich einzugraben, obgleich ich nicht ruhig stehe, sondern ihn derb stoße. Er apperzipiert also nicht die Witterung, die er doch sicher perzipiert hat.

Es ist klar: solche Erscheinungen sind bei neugefangenen Tieren verschiedenster Art im Grunde immer wieder fast dieselben. Auch ein gefangener Feldhase benimmt sich in ähnlicher Weise „stetig“. Aber bei keinem Säuger ist mir bisher das geradezu maschinenmäßige der Reaktionen derart aufgefallen, und die meisten Reptilien benehmen sich, anthropocentrisch gesagt, vernünftiger: Eine große Tejú-Echse oder eine Schildkröte, die ich gleichzeitig in den Hof bringe, sitzt bald ruhig in irgendeinem dunklen Winkel.

Doch es ist ganz verkehrt, hier Wertvergleiche zu machen. Es sind einfach zwei verschiedene psychologische Prinzipien, zwei verschiedene Reaktionsarten.

Hebe ich einen *Peludo*, der vor kurzem gefangen wurde und noch nichts gefressen hat, am Schwanz hoch und bringe ihn so, in hängender Lage, mit der Schnauze ruhig über eine Schüssel mit Milch, so beginnt er oft sofort ganz bedächtig (nach Art eines Hundes) die Milch zu trinken. Er „vergißt“ seine unnatürliche Lage, und seine Furcht wird nur durch irgendeine Schreckwirkung wieder geweckt.

Sehr starke akustische Reize, z. B. Schüsse, werden unregelmäßig oder gar nicht apperzipiert. Das ist eine Beobachtung, die jeder Jäger bei vielen Wildarten machen kann. Man hat sie im Kriege häufig bei Singvögeln machen können. Bei Kaimanen habe ich dies Verhalten oft gesehen. Es handelt sich wohl meist um Apperzeptionsschwäche gegenüber außergewöhnlichen Reizen.

Im übrigen gewöhnten sich alle meine *Peludos* rasch ein. Aber es ist keine Rede davon, daß sie etwa Personen unterscheiden lernen, auch scheinen sie sich die Topographie des Hofes nicht oder kaum einprägen

zu können (bei kleinen Gefängnissen ist dies anders). Sie trinken sehr viel Milch, fressen Fleisch und eingeweichtes Brot und scheinen unter dem sich meist bei MilCHFütterung einstellenden starken Durchfall nicht zu leiden. Sehr unangenehm ist ihr nächtliches Rumoren, mit dem sie unermüdlich stundenlang scharrend und suchend viel Lärm machen.

Während des Schlafes liegen die *Peludos* entweder flach auf dem Bauch oder — wie ich an gefangenen Tieren oft sehen konnte — auf dem leicht gekrümmten Rückenpanzer, die Beine steif von sich streckend.

Die Criollos pflegen gefangene *Peludos* zu mästen. Sie stecken sie einfach in aufrechtstehende Fässer mit einigen 30—40 cm Erde, geben ihnen täglich eine Schüssel Milch und schlachten sie nach ein paar Wochen. Diese Art, sie gefangen zu halten, ist tatsächlich sehr zweckmäßig. Die Tiere betätigen ihren Drang nach Freiheit, indem sie die Erde durchwühlen, und haben keine Gelegenheit, sich zu beschädigen, sondern arbeiten immer im Kreis herum. So werden sie auch am raschesten zahm oder, besser gesagt, abgestumpft.

Ich setzte im November ein trächtiges Weibchen in ein solches Faß mit etwas Heu. Schon nach 2 Tagen warf sie ihre beiden Jungen, säugte sie und war recht besorgt um sie. Sie trug die Kleinen oft im Maule herum, um sie zu verstecken. Dabei faßte sie sie derb an einem Vorderbein oder irgendwo am Rande des Rückenpanzers, stellte sich auch oft breit über sie hin, um sie zu schützen. Nahm ich — was täglich geschah — ein Junges heraus, so richtete sich die Alte schnuppernd auf und schien sehr aufgeregt. Sie machte einen regelrechten „Kegel“, was ich sonst von Gürteltieren nie gesehen habe. Als ich die Jungen im Alter von 18 Tagen tötete, war das männliche 24, das weibliche knapp 21 cm lang (Nase — Schwanzspitze). Beide waren noch blind und ungeschickt. Die Alte suchte sie zuerst in sichtbarer Erregung, hatte sich aber nach einigen Stunden beruhigt.

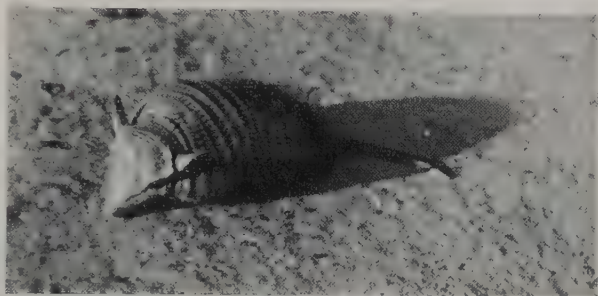
In der Markthalle in Rosario de Santa Fé findet man oft lange Reihen von *Peludos* an den Schwänzen aufgehängt und ausgeweidet zum Verkauf angeboten. Leider ist bei ihnen stets die Beckensymphyse durchtrennt. Sie gelten, in ihrer Schale gebraten, als Delikatesse. Sie schmecken wirklich nicht übel, ihr sehr reichliches Fett ist gut. Aber sie haben einen deutlichen Gürteltiergeschmack, der mir unter allen Gürteltieren, die ich gelegentlich gegessen habe, nur bei dem vorzüglich schmeckenden Kugelgürteltier vollkommen zu fehlen scheint.

Auch auf dem Kamp wird der *Peludo* wie alle anderen Gürteltiere gerne gegessen, und in trockenen Gebieten, wo größeres Wild fehlt, bilden Gürteltiere wie in manchen Gegenden (z. B. Chiquitos) auch die Landschaftskröten, eine wichtige Bereicherung der einförmigen Verpflegung.

II. *Zaëdius ciliatus* Fisch.

Einen anderen, bedeutend kleineren *Dasypodiden* (*Zaëdius ciliatus* FISCH.) konnte ich gelegentlich meiner zweiten Reise im Gran Chaco beobachten. Es ist nicht selten in den wintertrockenen Dornbuschwäldern des westlichen Chacogebietes, einem eintönigen Trockengebiet, in welchem an Säugetieren außer ihm nur eine zwerghafte *Dolichotis* (*D. salinicola*) und gelegentlich die *Visacha* häufiger in Erscheinung treten. Seine Lebensweise dürfte derjenigen von *Dasypus villosus* sehr ähnlich sein.

Er wurde bei nächtlichen Mär-schen gelegentlich von den Hunden meiner Expedition im Gebüsch gestellt (siehe Abb. 8A u. B).



A



B

Abb. 8. *Zaëdius ciliatus* FISCH. A Frisch gefangenes Tier in Schutzstellung. Füße eingezogen, Panzerränder auf den Boden aufgesetzt. B Dasselbe Tier in starker Erregung.

III. *Priodontes giganteus* E. Geoff., Riesengürteltier.

Wenn man in der Gegend südlich von Fortín Roca am Rio Bermejo, einem rechten Seitenfluß des Rio Paraguay, die großzügig unberührte Landschaft durchstreift, so findet man nicht selten an Stellen, wo der Waldboden locker und trocken ist, die imposanten Grabspuren des Riesengürteltieres (*Priodontes giganteus* E. GEOFF.). Oft sind es weite Löcher, in welche man hineinkriechen kann. Oft ist auch nur der Boden durchwühlt, wie in wilder Hast, ohne Rücksicht auf die derben Wurzeln der Quebracho- und Lapachobäume und der dornigen Sträucher. An manchen Stellen fand ich ganze Gehölze durchsetzt von den Spuren derart zerstörender Arbeit. Den Indianern und Peones sind diese Spuren vertraut: hier hat der „*Tatú gigante*“ oder „*carreta*“ gehaust.

Über diesem Tier liegt der Nimbus der Seltenheit. Und es ist ohne Zweifel wirklich selten. Die Zahl derer, welche es in freier Wildbahn

lebend gesehen haben, ist recht klein; nicht einmal die Indianer, in deren Gebieten es vorkommt, haben es alle selbst schon gejagt, wenn auch naturgemäß von ihnen manches Riesengürteltier erbeutet wird und es für einen, der längere Zeit zwischen ihnen lebt, nicht allzu schwer ist, verarbeitete Panzerteile zu Gesicht zu bekommen.

Immerhin glaube ich, daß das Tier häufiger ist, als es zunächst scheint. Aber erstens kommt es überhaupt nur an Orten vor, die weder durch Viehwirtschaft, noch durch Kolonisation beunruhigt werden, und zweitens stimmen die Angaben aller Leute, welche mir aus eigener Anschauung berichten konnten, darin überein, daß der *Priodontes* seine Höhle nur bei Nacht verlasse. Es ist Zufall, wenn man ihm begegnet; und seine Vorliebe für baum- und buschbestandenes Gelände verringert die Wahrscheinlichkeit, ihn zu sehen, noch ganz erheblich.

Die Grabspuren des „*Tatú gigante*“ sind von denjenigen des im Bermejoland häufigeren Ameisenbären (*Myrmecophaga jubata*) leicht zu unterscheiden, ganz abgesehen davon, daß der „*Oso hormiguero*“ sein Vorkommen durch die ganz typisch und gleichartig am Sockel aufgebrochenen Termitenhügel verrät; seine gelegentlich angelegten Schlafhöhlen sind häufig nur Mulden, nie führen sie tief in das Erdreich hinein. Auch bevorzugt der Ameisenbär nach meinen Beobachtungen die freie Prärie in unverkennbarer Weise und wühlt niemals, wie dies *Priodontes* oft tut, Nahrung suchend kreuz und quer im Boden umher, da er nur Ameisen und Termiten frißt und deren Baue systematisch anschlägt.

Es ist klar, daß die ausgiebigen Grabarbeiten des Riesengürteltieres sehr lange sichtbar bleiben, und daß ein einziges dieser großen und starken Tiere sehr zahlreiche Grabspuren hinterläßt. Man muß sich deshalb davor hüten, zu meinen, daß es von diesen Tieren wimmle, wenn man an eng umgrenzter Stelle viele solcher Spuren findet. Sie stammen dann wahrscheinlich von einem und demselben Tier.

Einen nicht ganz ausgewachsenen *Tatú gigante* sah ich lebend und in bester Gesundheit im kleinen, aber hübschen zoologischen Garten zu Montevideo (Uruguay). Er stammte aus Paraguay. Wie andere Gürteltiere wurde er hauptsächlich mit Milch ernährt, schien auch geschabtes Fleisch gerne zu nehmen. Das Tier pflegte den ganzen Tag über zu schlafen und benahm sich, als wir es aus seinem Strohhaufen herausholten, ruhig. Es versuchte sich sofort wieder zu verkriechen. Ein mir befreundeter Siedler am oberen Bermejo hatte einige Tage lang einen *Tatú gigante* lebend, setzte ihn aber wieder in Freiheit, weil er durch sein Wühlen allzu große Verheerungen anrichtete. An einen Abtransport konnte wegen der damit verbundenen Schwierigkeiten nicht gedacht werden. Bei Fortín Roca erzählte man mir, daß vor kurzem zwei Soldaten auf einer nächtlichen Streife auf Indianer einen *Tatú gigante* überrascht hatten, daß es ihnen aber trotz aller Anstrengungen nicht gelungen

war, ihn dingfest zu machen und sie nach heißem Kampf den Versuch aufgegeben hatten. Wenn man die Muskelkraft der kleinen Gürteltiere kennt, kann man sich ungefähr einen Begriff davon machen, wie schwierig es sein muß, mit einem *Priodontes* fertig zu werden.

Das eigentliche Verbreitungsgebiet des *Priodontes* liegt nördlich von Argentinien. Man kennt es in der Republik nur in den Territorien Chaco und Formosa. Ob es in Misiones vorkommt, weiß ich nicht. Soviel ich erfahren konnte, fand man es früher auch weiter im Süden zum mindesten bis einschließlich der nördlichen Teile der Provinz Santa Fé und in den Provinzen Santiago del Estero, vielleicht auch Córdoba, die sich pflanzen- und tiergeographisch früher vom heutigen Chaco wenig unter-



Abb. 9. *Priodontes giganteus* E. GEOFF. Vom Verfasser aus Bolivien mitgebrachtes, in der Zool. Sammlung des Bayerischen Staates zu München aufgestelltes männliches Tier.

schieden haben und deren ursprünglicher, parkartiger Landschaftscharakter noch heute vielfach erhalten ist.

Auf meiner zweiten Reise konnte ich im Gran Chaco häufig das Vorkommen des Riesengürteltieres feststellen und möchte von keiner der von mir bereisten Gegenden annehmen, daß er dort ganz fehle. Erst auf dieser Reise (Deutsche Chaco-Expedition 1925/26) gelangte ich in den Besitz eines *Tatú gigante*. Wenige Tagesritte östlich der bolivianischen Stadt Santa Cruz de la Sierra fanden Mestizen ihn schlafend im Eingang seiner Höhle. Es gelang ihnen, ihn mit Lassos zu fesseln und vollkommen unbeweglich zu machen. Der Besitzer des Kamps, Herr HOLLWEG in Santa Cruz, hatte für einen lebend abgelieferten *Tatú gigante* eine Prämie ausgesetzt. Die Leute banden das arme Tier auf einen Reitochsen und zogen in Eilmärschen nach Santa Cruz. Aber der *Tatú* kam tot an. Die Sonne hatte ihm allzu unbarmherzig auf den Panzer

gebrannt und seine vergeblichen Versuche, die Fesseln zu sprengen, hatten wohl ihr Teil zu seinem Tod beigetragen. Nun wollte es der Zufall, daß meine Expedition gerade in Santa Cruz war. Herr HOLLWEG schenkte mir das wertvolle Tier und ich verschob den Weitermarsch um einen Tag, um das Gürteltier, daß eine Gesamtlänge von 146,5 cm (Fadenmaß) hatte, transportfähig präparieren zu lassen. Es befindet sich jetzt in der Zoologischen Sammlung des Bayerischen Staates in München als vielleicht erstes richtig aufgestelltes Exemplar seiner Art (Abb. 9): denn es scheint bisher an zuverlässigen Angaben über seine Bewegungsweise gefehlt zu haben. Eine im Jahre 1923 veröffentlichte kleine Arbeit von Dr. HERMANN, einem guten Beobachter, ist allzu wenig bekannt geworden. Ich möchte bei dieser Gelegenheit dazu beitragen, die zahlreichen Arbeiten dieses früh verstorbenen Biologen der Vergessenheit zu entreißen; sie sind erschienen in der Zeitschrift des Deutschen Vereins



Abb. 10. *Prionotus giganteus* E. GEOFF. Schema für die Stellung der Extremitäten. Skizze des Verfassers.

für Wissenschaft und Kunst zu São Paulo (Brasilien) und kamen durch Zufall in Santa Cruz in meinen Besitz.

Meine eigenen Erkundigungen und meine Feststellungen am frischen Kadaver bestätigten HERMANNs durch (leider schlecht reproduzierte) Bilder belegte Angaben, die übrigens auch am Skelett ohne allzu große Mühe geradezu abzulesen sind.

Prionotus ist mit seinen wulstig-plumpen hinteren Extremitäten durchaus plantigrad, mit den vorderen, ähnlich wie das Kugelgürteltier, rein unguligrad.

Bei dem Versuch, mir über die mechanische Notwendigkeit oder Zweckmäßigkeit des Krallenspitzenganges klar zu werden, komme ich zu folgender Überlegung.

Wie die erwähnten Bilder von HERMANN deutlich zeigen, liegt das Körpergewicht des *Prionotus* in erster Linie auf dem plantigraden Hinterfuß. Er vermag daher, auf Hinterfuß und Schwanz gestützt, die Vorderfüße ganz vom Boden zu erheben.

Die Vorderfüße sind in erster Linie Arbeits-, nicht Gehwerkzeuge, und zwar zeigen die einzelnen Strahlen eine verschiedenartige Spezialisierung.

Die erste und zweite Zehe sind verhältnismäßig schlank. Ihre Phalangen und Mittelhandknochen sind dünn und lang, ihre Krallen sind nicht sehr kräftig, sind aber ausgesprochene Grabkrallen. Diese beiden ersten Zehen dienen dazu, die Schauffelfläche der Hand zu vergrößern.

In anderer Richtung geht die Spezialisierung des dritten, vierten und fünften Strahls. Den Schlüssel zu ihrem Verständnis gibt die Betrachtung der mächtigen Kralle der dritten Zehe. Diese Kralle ist nichts anderes als eine scharfe Spitzhacke, wie sie zur Auflockerung der sehr

festen, tieferen Schichten des feinkörnigen Bodens und zum Anschlagen fast zementharder Ameisen- und Termitenhügel notwendig ist (vgl. auch die Verhältnisse bei *Myrmecophaga*). Der lateral hintere Krallenrand stellt eine messerartige Kante dar und dürfte besonders bei der Durchtrennung von

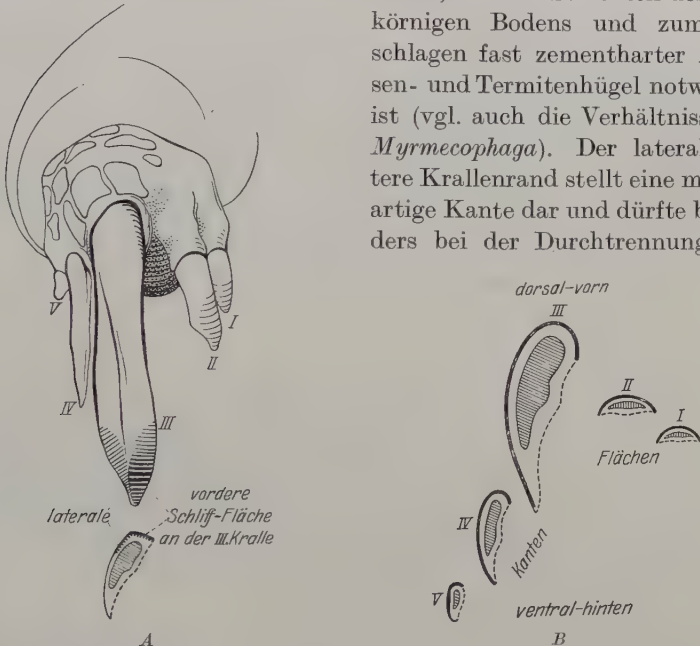


Abb. 11. *Priodontes giganteus* E. GEOFF. A Rechter Vorderfuß von vorn. B Diagramm der Krallenquerschnitte vom rechten Vorderfuß. Skizzen des Verfassers.

Baumwurzeln, auf welche das waldliebende Tier beim Graben stößt, eine Rolle spielen (Abb. 11, A und B).

Die vierte Kralle ist ein kleineres Abbild der dritten, und auch die stark rückgebildete fünfte zeigt denselben Bauplan.

Die Spitzhackenkrallen brauchen ein starres, im Sinne ihrer Kraftwirkung liegendes Widerlager, sie müssen also in der Richtung der Metacarpalia und Phalangen liegen, und diese müssen stark, kurz und fest miteinander verbunden sein. Dadurch schließt sich eine Beugefähigkeit der lateralen Strahlen nahezu aus. Die Beugewinkel der Extremität liegen ausschließlich weiter proximalwärts, im Schulter-, Ellbogen- und Handgelenk. Die Streckfähigkeit ist aber auch in diesen Ge-

lenken gering, besonders infolge der starken Ausbildung des Akromions und Olekranons, die als Ursprung und Ansatz mächtiger Muskeln sehr kräftig entwickelt sind (siehe Abb. 10).

Der Krallenspitzenang muß sozusagen in Kauf genommen werden für den Vorteil der Spitzhackenfunktion. Eine ähnliche Spezialisierung findet sich beim Kugelgürteltier, das ja auch vorne auf den Krallenspitzen geht; doch ist das anatomische Bild bei ihm weniger prägnant. Es wäre eine sehr schöne Aufgabe, die Anatomie der Gürteltierhand nach funktionellen Gesichtspunkten vergleichend zu bearbeiten.

Die große Mittelkralle des *Priodontes* zeigt nahe der Spitze zwei Schliff-Flächen, die dadurch zustande kommen, daß das Tier auf ihr mehr oder weniger „Schlittschuh fährt“: eine im First der Kralle liegende, stärkere, und eine schwächere am seitlichen Abhang der Kralle (siehe Abb. 11 A). Bei *Tolypeutes* fehlen solche Schliff-Flächen. Er sinkt, weil sein Gewicht sehr gering ist, normalerweise kaum in das Erdreich ein, es kommt also nur die äußerste Krallenspitze mit dem Boden in Berührung. Diese zeigt deshalb stets eine gewisse Abnutzung.

Der Panzer ist am lebenden Tier höher gewölbt, als dies bei den in Museen aufgestellten Stücken dargestellt ist, und zwar in sagittaler wie frontaler Richtung.

Der Vergleich meines Exemplares mit den beiden anderen, welche seinerzeit durch SCHAUFUSS (Surinam) in den Besitz der Münchener Sammlung kamen, zeigt einige geringe Unterschiede, welche bei Heranziehung des sämtlichen in Museen befindlichen Materials vielleicht von systematischem Interesse wären. Wissenschaftlich interessant wären systematische Folgerungen aber nach meiner Ansicht nur dann, wenn die Unterschiede auf ökologische Bedingtheit untersucht werden könnten. Sonst hätte die Aufstellung neuer Unterarten, die vielfach geradezu als Sport betrieben wird, nicht viel Sinn. Es fällt mir auf, daß bei dem von mir mitgebrachten Tier die Hornplatten der Stirn sehr dick und höckerig sind, während sie bei dem von SCHAUFUSS stammenden weiblichen Exemplar aus Surinam dünn und glatt erscheinen.

Die Fadenmaße des *Priodontes* aus Chiquitos sind 19,5 cm (Kopf): 77 cm (Rumpf): 50 cm (Schwanz); diejenigen des vollständigen SCHAUFUSS'schen Stückes 17,5 : 69 : 45 cm.

Die beiden Zitzen liegen etwas hinter der letzten Rippe. Die Anzahl der Jungen scheint 1 (HERMANN), höchstens 2 zu betragen. Sie steht also wie bei *Dasypus* und *Tolypeutes* im Gegensatz zu den Verhältnissen bei *Tatus*.

Die Augen sind auffallend klein und (nach HERMANN) äußerst kurz-sichtig.

Die Gesamtgestalt des Schädels zeigt eine weitgehende Konvergenz mit der beim Erdferkel (*Orycteropus*). Beide sind Spezialisierungs-

formen derselben Richtung, an deren Ende — was den Gesichtsschädel betrifft — die Schuppentiere und Ameisenbären stehen: Streckung und Verschmälerung der Kiefer, Reduktion der Kaumuskeln, Reduktion der Zähne: Anpassung an die Ernährung mit Ameisen, Termiten und anderen Insekten und Insektenlarven. Während beim Erdferkel die Zähne durch Neuspezialisierung („Röhrenzähne“) zum Zerquetschen der Nahrung geeignet werden, wird diese bei *Priodontes* unzerkleinert verschluckt.

Bei *Orycteropus* wie bei *Priodontes* und anderen Gürteltieren vollzieht bzw. vollzog sich die Rückbildung der Zahnreihen in der Hauptsache von

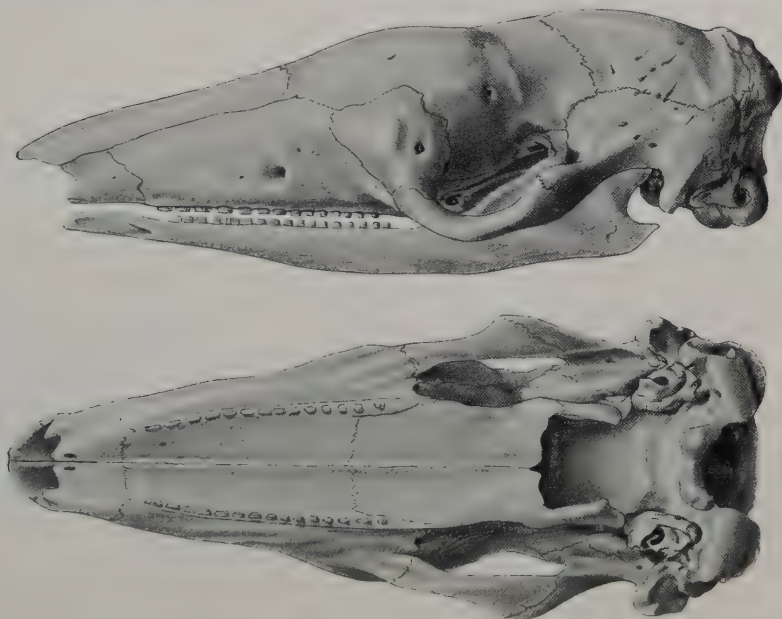


Abb. 12. Schädel von *Priodontes*. Nach einer mir von Herrn Dr. OTTO STEIN, München, überlassenen Zeichnung von Prof. WILHELM v. RAPP (gest. Tübingen 1868).

vorn nach hinten. Bei beiden sind die Zwischenkiefer und der vordere Teil der Unterkiefer vollkommen zahnlos. Bei beiden finden sich besonders häufig am vorderen Ende einer Zahnreihe Kümmerzähne, die nicht mehr oder nur unvollständig durchbrechen. Bei beiden hat man den Eindruck, daß das starke Längenwachstum der Kiefer die Zahnanlagen, die ja bekanntlich eine weitgehende Autonomie des Wachstums besitzen (Teratome!) auseinanderzieht. Diese Erscheinung findet man ganz allgemein bei Säugetieren mit langgestreckten Kiefern (daher die großen Zahnintervalle bei *Chrysocyon jubatus*, *Canis simensis*, *Barsoi*, vielen Insektivoren und Beuteltieren). Die Procc. alveolares sind in der Schnauzenregion leistenartig lang und dünn ausgezogen.

Bei *Prionodontes* ist eine Störung der Korrelationen zwischen Kiefer- und Zahnwachstum unverkennbar. Die Lockerung des Bauplanes der funktionell unwichtigen Zahnreihen äußert sich in hoher individueller Variabilität und Asymmetrie¹. Beim Abzählen der Zähne kann man oft im Zweifel sein, ob man versprengte Derivate benachbarter Zahnkeime vor sich hat oder mangelhaft entwickelte selbständige Zähne. Bei fünf mir vorliegenden Schädeln von *Prionodontes* finde ich, daß die Gestalt der Zähne vorne etwa meißel- oder längsleistenförmig ist und nach hinten allmählich in eine zylindrische Stiftform übergeht. Eine Unterscheidung zwischen Prämolaren und Molaren kommt nicht in Betracht. Die (also sehr einfachen) Zahnformeln bei den fünf Schädeln sind folgende:

Individuen:		I	II	III	IV	V
oben	{ rechts	15	19	15	18	15
	{ links	15	19	19	19	15
unten	{ rechts	18	19	fehlt	21	19
	{ links	19	18	„	19	20

Gelegentlich scheinen Zähne intra vitam auszufallen. Bei dem von mir frisch untersuchten Individuum (I) ragten die Zähne kaum aus dem Zahnfleisch hervor.

IV. *Chlamydophorus truncatus* Harl. bzw. *retusus* Burm. Gürtelmaus.

Ich habe dieses kleinste Gürteltier, welches bekanntlich als sehr selten gilt und wegen seiner unterirdischen Lebensweise nur durch Zufall gefangen wird, nicht selbst beobachtet. Als sicher nachgewiesen gilt *Chlamydophorus truncatus* HARL. für die argentinischen Provinzen Mendoza und San Luis. Doch habe ich auf Grund vorsichtiger Erkundigungen den Eindruck gewonnen, daß sein Verbreitungsgebiet sehr viel größer ist. Daß es in der Provinz Mendoza am häufigsten gefangen wird, erklärt sich daraus, daß die Grabarbeiten und kleinen Überschwemmungen, welche mit der dort üblichen künstlichen Berieselung der Weinberge zusammenhängen, es gelegentlich zutage fördern. Es wurde mir aber von Kampwohner der Provinz Córdoba ebenfalls von einem „winzig kleinen *Peludo*“ erzählt, den man gelegentlich am Steilufer des Rio Tercero besonders nach Erdbeben beobachten könne. Außerdem erzählten mir Leute in der bolivianischen Stadt Santa Cruz de la Sierra (Nordwestecke des Gran Chaco), daß ein kleines Gürteltier, welches nach der guten Beschreibung wahrscheinlich ein *Chlamydophorus* (*Chlamydophorus retusus* BURM.) war, in einer der Straßen der Stadt gefunden worden sei, als nach einem starken Platzregen alles überschwemmt war.

¹ Über die Bedeutung von Variabilität und Asymmetrie siehe KRIEG: Beiträge zur Rudimentierungsfrage usw. Arch. Entw.mechan. 45 (1919).

V. *Tolypeutes conurus*, Js. Geoff.

Im Gran Chaco konnte ich auf meinen beiden Reisen das Kugelgürteltier (*Tolypeutes conurus*, Js. GEOFF.) recht häufig beobachten. Auf der ersten Reise fand ich es gemein am mittleren Rio Bermejo, auf der zweiten Reise (Chacoexpedition) vermißten wir es zunächst in den östlichen Randgebieten des Chaco südlich der Pilcomayomündung, fanden es dann aber recht häufig in einem Abstand von wenigen Tagesritten vom Rio Paraguay. Es fehlte auch nirgends in den süßwasserarmen Randbezirken der großen Sümpfe und den einförmigen Trockenwäldern, welche sich nach Westen bis zum Fuß der Kordillere hinziehen. Ja, es kommt sogar in manchen Tälern der niederen Ostkordillere vor, soweit ihr Boden pampäanischen Charakter hat. Auch an der Nordgrenze des Gran Chaco, der Bergregion von Chiquitos, konnten wir es feststellen,



Abb. 13. *Tolypeutes conurus*, Js. GEOFF. Rechts geschlossen, in der Mitte sich öffnend, links wegläufend.

doch schien es dort seltener zu sein, als im Pilcomayogebiet. Nach Berichten von Kolonisten scheint sich früher das Verbreitungsgebiet der Kugelgürteltiere viel weiter als heute nach Süden erstreckt zu haben. Es leuchtet mir ein, daß diese Form durch die nach Norden vorrückende Kolonisierung des Landes immer mehr ausgerottet wird, denn ihre geringe oder fehlende Grabfähigkeit erleichtert ihre Jagd; ihre Fähigkeit, sich zur Kugel zu rollen, schützt sie gerade vor ihrem schlimmsten Feind, dem Menschen, gar nicht — und ihr Fleisch und Fett sind unter allen Gürteltieren am feinsten. Die wilden Indianer essen es auch gerne, aber deren nomadische Sippen sind so weit über die ungeheure Ebene des unbesiedelten Chaco zerstreut, daß dort eine Ausrottung durch sie nicht in Frage kommt.

Alle von mir im Chacogebiet gesammelten Kugelgürteltiere hatten vorne 4, hinten 5 Zehen, waren also *Tolypeutes conurus*. Daraus geht hervor, daß diese Art durchaus nicht nur, wie behauptet wird, in Argen-

tinien, sondern auch in Ostbolivien vorkommt. Verwunderlich ist das nicht, denn der ganze Gran Chaco ist ja nichts anderes als eine nördliche, teilweise stark bewaldete Fortsetzung der Pamparegion Argentinens. Die andere Art (*Tolypeutes tricinctus* LINN.) wäre erst nördlich und nordwestlich der bolivianischen Stadt Santa Cruz de la Sierra und nördlich der bolivianischen Region von Chiquitos zu erwarten, denn dort liegen geologische, klimatische, floristische, also auch tiergeographische Grenzgebiete.

Die Chacokolonisten pflegen den *Tolypeutes* als Mataco, Tatú naranja (naranja = Apfelsine) oder auch als Quirquincho zu bezeichnen. Dieses letzte Wort bezeichnet weiter im Süden aber meist ein anderes Gürteltier (*Dasypus vellerosus*).

In meinem Tagebuch über meine Bermejoreise finde ich folgende Notiz: „Reitet man durch das offene Prärieland, das vielfach weithin die Wälder und Buschregionen unterbricht, dann sieht man die Kugeltierchen oft auf große Entfernung. Besonders wenn kurz zuvor ein Kampbrand gewütet und eine eintönig schwarze Fläche hinterlassen hat, oder wenn die Gräser nach einem solchen Brand in sattem Grün zu sprossen beginnen, dann heben sich die schmutzig semmelgelben Tiere deutlich ab und fallen manchmal geradezu durch die Reflexe des Sonnenlichtes auf, welche auf ihrem stark gewölbten Panzer spielen. Man findet sie auch im Buschland, doch sind sie dort schwer zu entdecken.“

Die Tage nach einem Kampbrand werden von den Indianern benutzt, um Kugeltierchen und — im August bis Oktober — die Eier der Pampastraube zu suchen, welche dann ebenfalls leicht zu finden sind. Sie sammeln ihre Beute in die eigenartigen Säcke, welche sie aus der Haut der Straube oder aus Caraguatáfasern herstellen. Am oberen Rand der Bermejo-Steilufer fand ich bei der Siedlung ‚La Fidelidad‘ eine kleine Strecke sehr lockeren Sandes, der stark von Gürteltieren durchwühlt war. Dort fand ich auch Löcher, deren Querschnitt es möglich erscheinen läßt, daß sie von Kugeltierchen gegraben sind. Aber es ist doch wahrscheinlicher, daß sie von dem entschieden grablustigeren *Tatus hybridus* stammen, der hier ebenfalls nicht selten ist. Häufiger als andere Gürteltiere sah ich den *Tolypeutes* auch bei Tage Nahrung suchen.

Als ich zum erstenmal einen *Tolypeutes* fand, war ich erstaunt über sein eigentümliches Verhalten, das ich später häufig beobachtet habe. Er versucht zunächst wegzulaufen, aber man holt ihn ohne große Mühe ein, wenn er nicht sofort ein Erdloch findet. Erst im letzten Augenblick rollt er sich zur Kugel zusammen, wobei er oft ein schnaubendes, zischendes Geräusch hervorbringt, welches meiner Ansicht nach dadurch zustande kommt, daß durch die rasche und starke Krümmung des Körpers eine ruckartige Expiration erfolgt. Dieses Geräusch übt zugleich eine gewisse, wenn auch geringe, Schreckwirkung aus, welche manchen Fein-

den gegenüber insofern zweckmäßig sein kann, als der *Quirquincho* in diesem kritischen Augenblick etwas Zeit gewinnt, um die Kugel fest zu schließen. Läßt man das zusammengerollte Tier in Ruhe, so löst es sehr bald wieder die Kontraktion: die Kugel klapft, und bald setzt es die Flucht fort und sucht ein Loch im Boden, das ihm doch auf die Dauer einen besseren Schutz bietet. Nimmt man das Tier vom Boden auf und trägt es weg, dann lockert sich die Kugel ebenfalls bald, manchmal ruckartig, um sich allerdings bei jeder neuen Berührung oder starken Erschütterung sofort wieder eng zu verschließen. Dabei hört man häufig ein eigentümliches Murren oder Trommeln. Geschwächte Tiere pflegen sich nur unvollkommen zusammenzuziehen, ebenso solche, welche durch häufige Störung abgestumpft sind; bei verendeten findet man oft eine unvollständige Kugelbildung, wobei die hinteren Extremitäten frei herausragen.

Weil die *Quirquinchos* meist leicht wieder zu greifen sind, so habe ich soeben gefangene oft wieder im freien Gelände laufen lassen, um sie unbemerkt noch ein Weilchen zu beobachten. Sie vergessen den erlittenen Schreck bald wieder und trippeln suchend umher, hier mit ihren starken Vorderkrallen einen Ameisenbau freilegend, dort bedächtig ein Insekt verzehrend, vielleicht auch einmal den zarten Schößling einer Pflanze. Wenn man sich still verhält, so kann man sie bei solcher Gelegenheit aus großer Nähe betrachten, denn sie äugen schlecht. Man kann dann auch über die sehr merkwürdige Art der Fortbewegung Beobachtungen anstellen. Bekanntlich gelten die Kugelgürteltiere als Krallengänger. Das stimmt für die vordere Extremität unbedingt: mag der *Tolypeutes* langsam gehen oder beschleunigt, immer ‚steltz‘ er in geradezu affektiert anmutender Weise auf den Krallen der steil gehaltenen Füße. Die Krallen der Hand erinnern mich an diejenigen des Ameisenbären und vor allem des *Priodontes* (siehe oben); sie dienen wohl mehr zum Anreißen von Ameisen- und Termitenbauten als zum Graben. Die Angaben über die Grabfähigkeit und Grablust des Kugelgürteltieres gehen sehr auseinander. Die Indianer sagen, es benutze nur Höhlen anderer Gürteltiere und der *Viscacha*; ich bestätige diese Angabe auf Grund eigener Erfahrung; ich selbst habe nie beobachtet, daß es sich wie andere Arten bei der Verfolgung eingewühlt hätte. Sein ganzer Körperbau macht mir das auch recht unwahrscheinlich. Zweimal sah ich Kugelgürteltiere in befahrene *Viscacha*-Baue flüchten, deren Eingang ihnen schon bekannt schien.

Es ist nicht richtig, wenn behauptet wird, daß der *Tolypeutes* auch mit der Hinterhand Krallengänger sei. Er zeigt hier eine Mittelform zwischen Sohlengang und Zehengang. Beim ‚Hocken‘ sieht man den ganzen Fuß dem Boden anliegen, und dies prägt sich auch deutlich in der Gestaltung der ganzen Sohle aus, welche den *Calcaneus* mit umfaßt.

Beim gewöhnlichen Gang tritt das Tier mit der für alle Zehen gemeinsamen polsterartigen Zehenschwiele auf und mit den Vorderrändern der hufähnlichen Mittelkrallen, während die kleineren Krallen der verkürzten ersten und fünften Zehe bei der Ortsbewegung kaum eine größere Rolle spielen als die Afterklauen der Schweine. Sie liegen den Fußseiten dicht an. Betrachtet man am ruhig gehenden Tier die hinteren Extremitäten, so wird man an die Art erinnert, wie die Landschildkröten an warmen Tagen, wenn sie den Körper hoch tragen, ihre Hinterbeine setzen: es ist eine merkwürdige Starrheit in den lebhaften Bewegungen.“



Abb. 14. *Tatus hybridus* DESM. Mutter mit Jungen.

Ich habe meinen damaligen Aufzeichnungen nur wenig hinzuzufügen. Auf der Chacoexpedition fingen wir die Kugelhürteltiere bei Nacht mit den Hunden. Schon an ihrem wütenden Klaffen und Knurren konnten wir meist darauf schließen, daß sie einen *Tolypeutes* gefunden hatten, der sich zusammengerollt hatte. Wenn man auf der Großtierjagd ist, ärgert man sich über die Hunde, die beim Stöbern immer bei den Kugelhürteltieren hängen bleiben. Es ist gut, für Großtierjagd „gürteltierreine“ Hunde zu haben, wie in Deutschland „hasenreine“ Hunde zur Hühnerjagd.

Nur ein einziges Mal habe ich ein trächtiges Weibchen von *Tolypeutes* untersuchen können. Der einzige Fötus war (Ende November) anscheinend geburtsreif und zeigte eine ganz auffallend vorgeschrittene Entwicklung.

VI. VII. *Tatus hybridus* Desm. und *novemcinctus* L.

Über die beiden *Tatus*-Arten *T. hybridus* und *T. novemcinctus* habe ich das ökologisch Bemerkenswerte schon beim Vergleich mit *Dasypus villosus* besprochen, bemerke hier nur kurz, daß ich bei beiden Formen eine Vorliebe für lockere Buschbestände, Waldränder und Parklandschaften feststellen

konnte. Bei *T. hybridus* konnte ich die

Gleichgeschlechtigkeit der Wurfgeschwister — im Gegensatz zu *Dasypus* — bestätigen, als deren Ursache die höchst eigenartige Polyembryonie bekannt ist.

Tatus hybridus DESM. habe ich in den zentralen und nördlichen Teilen der Republik Argentinien überall feststellen können, allerdings schien er mir nirgends häufig zu sein. Auf den Märkten von Buenos Aires und Rosario erscheint er nicht so oft wie *Dasypus villosus* FISCH. Dagegen fiel mir einmal auf dem Markt in Montevideo (Uruguay) auf, daß die „*Mulita*“ dort in Mengen angeboten wurden, während *Dasypus villosus* ganz fehlte.

Auch in Paraguay und dem paraguayischen und bolivianischen Chaco ist die *Mulita* überall bekannt. Sie wird im östlichen Chaco auch in Gegenden gefunden, die

sonst wegen ihres Sumpfreichtums und ihrer Überschwemmungen von Gürteltieren gemieden werden. Herr v. STREBER in Asunción, der auf dem rechten (Chaco-) Ufer des Rio Paraguay zu jagen pflegt,



Abb. 15. *Tatus hybridus*. Proportionsaufnahme.



Abb. 15. *Tatus novemcinctus* L. Vorderteil eines getöteten Tieres.

erzählte mir, er habe des öfteren beobachtet, daß *Mulitas* die undurchdringlichen, dornigen Rasen der *Bromelia serra* als Schlupfwinkel benutzten und daß sie in ihnen oberirdische Nester machen, wenn hochstehende Grundwasser die Anlage von Erdhöhlen unmöglich machen.

Tatus novemcinctus LINN. habe ich südwärts bis einschließlich des nördlichen Teils der argentinischen Provinz Santa Fé (Baumgrenze!) festgestellt. Ich erhielt zwei Exemplare von der Gegend an der Bahnlinie Santa Fé-Añatuya; aber diese stattliche Form galt dort für selten. Im nördlichen Chaco scheint sie in den ausgesprochenen Trockenzonen des Westens zu fehlen. In Paraguay ist sie sehr bekannt. Im Guaraní-Sprachgebiet wird sie als *Tatú hú*, schwarzer *Tatú*, bezeichnet. Die Toba nennen sie *tabinéc eltaá*, d. h. Vater des *tabinéc* (= *Tat. hybr.*). — Ich betrachte es nicht als Zweck dieser Darstellung, näher auf Fragen einzugehen, welche am toten Material bearbeitet werden können. Es liegt mir nur an der Darstellung ökologischer Zusammenhänge und anderer Beobachtungen, die ich selbst gemacht habe. Über einige Beobachtungen entwicklungsmechanischer Natur werde ich an anderer Stelle berichten.

Wünschenswert wären nähere Untersuchungen über die physiologische Bedeutung der bei verschiedenen Gürteltierarten festgestellten Beckendrüsen, welche in der Medianebene der Beckenregion unter dem Panzer liegen. Ihre Ausführungsgänge münden in eine von Epidermis ausgekleidete knöcherne Zisterne, welche sich bei *Dasypus villosus* an der Unterseite der knöchernen Mittelplatten zweier oder dreier aufeinanderfolgender Panzerringe (meist des 11. und 12. Ringes) befindet und mit der Körperoberfläche kommuniziert. Es handelt sich, wie MIGUEL FERNÁNDEZ in einer ausführlichen morphologischen Arbeit festgestellt hat¹, um modifizierte Schweiß- und Talgdrüsen. Meine eigenen Beobachtungen über diese Drüsen und ihre Bedeutung sind zu lückenhaft, als daß sie eine Darstellung verdienten.

¹ FERNÁNDEZ: Sobre la Glándula Pelviana. Revista del Museo de La Plata 26 (1922).

(Aus der Biologischen Station Lunz a. See, N.-Ö.)

ZUR KENNTNIS DER LEBENSWEISE
VON HALIPLUS WEHNCKE GERH.

Von

MAX BEIER

(Wien).

Mit 20 Textabbildungen.

(Eingegangen am 29. Oktober 1928.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
1. Einleitung	191
2. Das Vorkommen	192
3. Haltung und Beobachtung im Zimmer	193
4. Fortbewegung	193
Vorderbein	195
Mittelbein	196
Hinterbein	198
5. Die Luftversorgung	204
6. Nahrung und Nahrungsaufnahme	210
7. Die Kopula	216
8. Das Stridulationsorgan	219
9. Die Eiablage.	223
10. Die Larve	225
11. Verzeichnis der zitierten Literatur	233

1. Einleitung.

Die Halipliden wurden bisher in biologischer Beziehung ziemlich vernachlässigt. Es mag dies darauf zurückzuführen sein, daß sie bis in neuere Zeit meist mit den Dytisciden in einer Familie vereinigt wurden und die Forscher dann den weitaus größeren und auffälligeren Formen, wie *Dytiscus*, *Cybister*, *Acilius*, *Agabus* u. a. ihre Aufmerksamkeit zuwandten, die kleinen Arten der Gattung *Haliplus* aber, wenn sie überhaupt beachtet wurden, per analogiam behandelten. Die daraus sich ergebenden falschen Schlüsse kehren in der Literatur immer wieder. Nun sind aber die Halipliden nicht nur in ihrer Morphologie und in ihren Larvenformen von den Dytisciden grundverschieden, sondern weichen auch in ihrer ganzen Lebensweise sehr stark von letzteren ab und bilden so eine eigene, scharf umrissene Familie, die bei uns durch die Gattungen *Peltodytes*, *Brychius* und *Haliplus* vertreten ist. Nur die Gattung *Hali-*

plus kommt in Mitteleuropa in mehreren Arten vor, von denen wieder *H. Wehncke* GERH., unser Untersuchungsobjekt, in Lunz eine der häufigsten ist und mir daher in großer Individuenzahl zur Verfügung stand.

Über die Biologie dieser Art ist fast nichts bekannt. In der Literatur finden sich nur allgemeine und größtenteils fehlerhafte Angaben über die Lebensweise der Halipliden überhaupt ohne Nennung eines Artnamens. Erst in neuerer Zeit hat MATHESON (11) sich eingehender mit der Biologie der nordamerikanischen Halipliden beschäftigt und vor allem die Art *H. immaculicollis* HARR.¹ untersucht. Seine Ergebnisse sind jedoch nicht vollständig und in mancher Beziehung einer Revision bedürftig. Immerhin ist es die einzige Arbeit, die genauere Daten bringt. Dann liegen nur noch kleinere Arbeiten von BROCHER (4, 5) und FALKENSTRÖM (8) vor. Es waren daher von einer eingehenderen Untersuchung, die ich in der Biologischen Station in Lunz am See durchführte, viele neue Ergebnisse zu erwarten.

An dieser Stelle möchte ich auch gleich dem derzeitigen Leiter der Station, Herrn Prof. Dr. v. BREHM, für die Überlassung eines Arbeitsplatzes während des ganzen Monats August meinen Dank aussprechen. Zu ganz besonderem Danke bin ich auch Herrn Prof. Dr. KRAWANY verpflichtet, der mir in liebenswürdigster Weise mit seiner LEITZ-Mikrokamera 4¹/₂ × 6 die drei Mikroaufnahmen herstellte.

2. Das Vorkommen.

Die Arten der Gattung *Haliplus*, die über die ganze Erde verbreitet ist, leben in stehenden oder langsam fließenden Gewässern mit reichlichem Pflanzenwuchs. *Haliplus Wehncke* GERH. bevorzugt sehr langsam fließende oder fast stehende Gewässer und teilt diesen Aufenthalt in Lunz, einem Orte in den Voralpen auf 600 m Meereshöhe, mit *H. lineatocollis* MARSH. Besonders häufig ist er dort an einer ruhigen Stelle des sogenannten „Kanals“, die dicht mit *Elodea* und anderen Pflanzen bewachsen ist. Er liebt auch ruhigere Stellen unter kleinen Wehren, wo das Wasser langsam fließt. Während *H. Wehncke* GERH. an anderen Örtlichkeiten in Lunz nicht vorkommt, also ziemlich wählerisch in bezug auf seinen Aufenthalt zu sein scheint, lebt *H. lineatocollis* MARSH. auch in den künstlich angelegten Fischteichen nahe der Station. Dort ist wieder *H. ruficollis* DE GEER eine sehr häufige Erscheinung und findet sich besonders in der Nähe der Überlauffürme, wo sich das Wasser staut und reichlich pflanzlichen Detritus und Algenwatte anschwemmt. Auch in einem künstlich angelegten Betonteich ist diese Art zeitweise häufig. Vereinzelt ist in den Fischteichen auch *H. flavicollis* STURM. zu finden. Im Untersee selbst scheinen alle genannten Arten zu fehlen. Sie werden

¹ *H. immaculicollis* HARR. wird auch als Synonym von *H. ruficollis* DE GEER aufgefaßt; ob mit Recht, bleibe dahingestellt.

dort in ruhigen Buchten durch *H. obliquus* F. vertreten, der jedoch in einzelnen Stücken auch in den Fischteichen zu finden ist.

An den beschriebenen Örtlichkeiten lebt *H. Wehncke* GERH. — und dasselbe gilt auch für die anderen genannten Arten, besonders für *lineatocollis* — vorwiegend im dichten Pflanzengewirr, wo er sich teils kriechend, teils schwimmend fortbewegt. Im freien Wasser ist er selten anzutreffen, mit Sicherheit jedoch immer beim Abkötschern der submersen Wasserpflanzen in großer Zahl zu erbeuten. Manchmal, besonders am Abend oder zeitig morgens, scheint er auch freiwillig das Wasser zu verlassen; wenigstens konnte ich einige Male an feuchten Uferstellen, zwei bis drei Schritte vom Wasser entfernt, ein Tier im Grase kriechend auffinden.

Was die Zeit seines Vorkommens anlangt, so ist er vom Frühjahr bis in den Herbst zu finden und auch im Hochsommer, in den Monaten, wo das übrige Insektenleben recht spärlich ist, immer noch häufig. Es ist jedoch sicher nicht eine Generation, wie immer angegeben wird (vgl. BLUNCK, 2), die so viele Monate überdauert, sondern zumindest zwei, denn ich konnte im August, also gegen Ende des Sommers, Kopula, Eiablage und Larven beobachten. Doch darüber an anderer Stelle mehr.

3. Haltung und Beobachtung im Zimmer.

Zum Zwecke der Beobachtung wurde eine größere Anzahl von *H. Wehncke* (und zum Vergleich auch *H. lineatocollis*) gefangen und in gewöhnliche Zimmeraquarien, die mit *Elodea* und *Myriophyllum* bestanden waren, eingesetzt. Sie hielten sich ohne irgendwelche Pflege sehr gut und schritten dort sogar zur Fortpflanzung. Als Nahrung wurden ihnen Fadenalgen gereicht. Animalische Kost fand sich in Form von Mückenlarven und dergleichen ebenfalls in den Aquarien vor. Zur genauen Beobachtung der Schwimmbewegung, der Nahrungsaufnahme, Kopula und Eiablage wurden einzelne Tiere oder Pärchen auch in PETRI-Schalen oder in Küvetten aus Spiegelglas mit der lichten Weite von 5:2 und der Höhe von 7 cm gebracht. Dort ließen sie sich leicht mit einer mittelstarken Lupe beobachten, da sie nie deren Brennweite verlassen konnten. Häufig wurde direkt unter dem Binokular beobachtet. Für bestimmte Zwecke wurden auch Amputationen vorgenommen und selbstverständlich mikroskopische Präparate angefertigt.

4. Die Fortbewegung.

Wie schon erwähnt, hält sich *Haliplus Wehncke* GERH. vorwiegend im dichten Pflanzenwuchs stehender Gewässer auf, wo er in dem Gewirr von Stengeln und Blättern umherklettert. Beunruhigt versteckt er sich entweder an der Pflanze selbst, indem er sich z. B. in die Blattbasis eines *Elodea*-Triebes drückt, oder er sucht möglichst schnell durch Schwimmen den Grund des Gewässers zu erreichen, wo er sich in den Schlamm ein-

wühlt. Er schwimmt relativ selten und meist nur dann, wenn er von einer Pflanze zur anderen gelangen oder zwecks Erneuerung des Luftvorrates die Oberfläche des Wassers erreichen will. Wir haben es also mit einem vorwiegend kriechenden oder kletternden Tiere zu tun. Das sagt jedoch nicht, daß *H. Wehncke*i etwa schlecht schwimmt. Im Gegenteil. Seine Schwimmbewegungen sind vielmehr zielbewußt, kräftig und ziem-

lich rasch fördernd, wenn sie auch nicht mit denen der Dytisciden verglichen lassen.

Begünstigt wird die Geschwindigkeit der Fortbewegung durch die Gestalt des Tieres, die ungefähr tropfenförmig ist, sich also einem Stromlinienkörper nähert. Dadurch wird der Wasserwiderstand, besonders der stark hemmende Wirbelwiderstand bedeutend herabgesetzt und die Bewegung erleichtert (vgl. BOTT, 3). Die Gestalt ist artweise etwas verschieden. *H. Wehncke*i weist in dieser Beziehung mit *H. obliquus* und *ruficollis* die günstigste Form auf, indem die Vorderseite des Tieres, also Kopf, Halsschild und Schultern in der Dorsalansicht breit abgerundet erscheinen, die größte Breite, wenn auch nicht im ersten Drittel, so doch weit vor der Mitte liegt und das Abdomen mit den Flügeldecken nach hinten

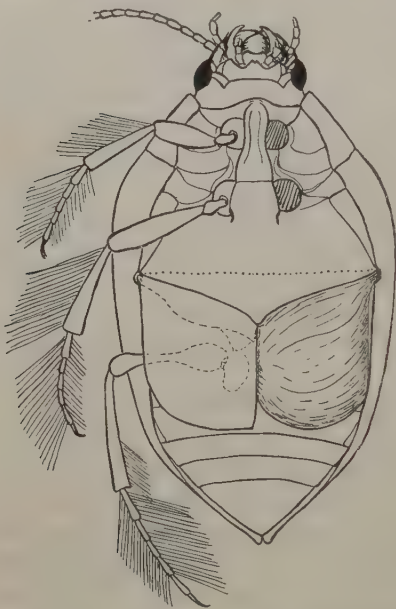


Abb. 1. Unterseite eines *Haliplus*. Die Coxalplatte der linken Seite ist entfernt, es liegen daher die ersten, schüsselförmig eingesenkten Abdominalsegmente frei. Vergr. 20 $\times$. (Nach GANGLBAUER verändert.)

stark verjüngt ist und in eine ziemlich scharfe Spitze ausläuft. Auch von der Seite gesehen ergibt sich das Bild eines Stromlinienkörpers: Der Kopf ist gesenkt, so daß er mit dem stark vorragenden Pronotum fast als einheitliche Masse wirkt; die größte Dicke liegt auch hier weit vor der Mitte und der Hinterkörper läuft dorsal und ventral in annähernd gleicher Kurve spitz zu. Außerdem ist die Körperoberfläche unbehaart und weist nur Punktgrübchen, jedoch keine Erhabenheiten auf, so daß sie als nahezu glatt betrachtet werden kann. — Etwas anders ist *H. lineatocollis* geformt, dessen Hinterleib nicht so spitz endigt und der im allgemeinen flacher ist. Wesentliche biologische Bedeutung scheint dies jedoch nicht zu haben, denn es kommen ja beide Arten — *Wehncke*i und *lineatocollis* — an der gleichen Örtlichkeit in großer Individuenzahl vor. Nur kann man bemerken, daß letztere Art mit weniger energischen

und fördernden, dafür etwas rascher aufeinander folgenden Stößen schwimmt.

Betrachten wir nun die Schwimmbewegung selbst. Beim Schwimmen treten alle drei Beinpaare in Aktion, jedoch in verschiedener Weise. Ihre Bewegung ist äußerst schnell. In der Literatur (GANGLBAUER, 9, BLUNCK, 2, u. a.) findet sich immer nur die Angabe, daß die Tiere mit abwechselnden Bewegungen der Hinterbeine schwimmen (im Gegensatz zu den Dytisciden, welche die Hinterbeine gleichzeitig bewegen). Es bewegen sich jedoch nicht nur die Hinterbeine, sondern auch alle anderen Beine abwechselnd, so daß nicht nur ein „Wassertreten“, sondern ein richtiges „Paddeln“ aller Beine zustande kommt. Die Reihenfolge ist dann die: Beginnt das linke Vorderbein, so folgt ihm gleich darauf das rechte Mittelbein im Schlage, dann das linke Hinterbein, das rechte Vorder-, das linke Mittel- und schließlich das rechte Hinterbein. Es läßt sich dies so ausdrücken:

V.	1	4
M.	5	2
H.	3	6

Trotz der raschen Schlagfolge wird durch diese abwechselnde Bewegung ein leichtes vibrierendes Pendeln des Körpers während des Schwimmens erzielt, welches sich gut unter dem Binokular beobachten läßt.

Zur genauen Analysierung der Schwimmbewegung ist es notwendig, die Gestalt und Funktion der einzelnen Beine zu betrachten.

Vorderbein.

Das Vorderbein ist seiner Form nach ein ausgesprochenes Schreitbein mit nur wenig verlängertem Tarsus. Seine einzige Anpassung an die Schwimmfunktion besteht darin, daß die Tibia an der Außenkante mit einem dichten Saum langer Schwimmhaare besetzt ist. Das Coxa-Trochantergelenk ist ein Kugelgelenk, welches bei jeder Bewegung des Beines hauptsächlich in Aktion tritt, das Trochanter-Femurgelenk ein nur wenig bewegliches Scharniergelenk. Als Lokomotionsorgan beim Schwimmen kommen die Vorderbeine kaum in Betracht, wenn sie auch regelmäßig von vorn-innen nach hinten-außen und unten in der oben beschriebenen Weise abwechselnd schlagen. Ihr Aktionsradius und ihre Schlagkraft ist zu gering und ihre Form der Schwimmfunktion zu wenig angepaßt, als daß sie auf die Vorwärtsbewegung einen wesentlichen Einfluß ausüben könnten. Es erfolgt denn auch bei der Amputation eines Vorderbeines gar keine Veränderung in der Schwimmbewegung und bei der Amputation beider Beine nur eine geringe Verlangsamung derselben.

Die eigentliche Funktion der Vorderbeine zeigt sich jedoch erst an anderen Ausfallerscheinungen nach deren Amputation. Will nämlich ein

derart verstümmeltes Tier, welches sich an der Wasseroberfläche befindet, tauchen, so überschlägt es sich fast regelmäßig, und zwar mit dem Rücken voran. Dies ist nur durch das Fehlen eines Steuerorganes erklärlich. Der Vorgang ist etwa der: Die Hinterbeine stoßen, wie später dargelegt werden wird, das Tier von der Oberfläche des Wassers ab, und zwar derart, daß die Kraft vor dem Schwerpunkt des Tieres ansetzt und so Kopf und Vorderkörper nach unten gedrückt werden. Es entsteht also außer der nach unten gerichteten Bewegung auch eine Drehung um den Schwerpunkt des Tieres, deren Achse etwas hinter den Coxen der Mittelbeine quer durch den Körper verlaufend gedacht werden muß. Diese Drehbewegung haben die Vorderbeine mit Hilfe ihrer behaarten Tibien im geeigneten Augenblick — etwa dann, wenn die Längsachse des Tieres unter einem Winkel von ungefähr $50-70^\circ$ zur Wasseroberfläche steht — zu hemmen, worauf die eigentliche Schwimmbewegung einsetzt. Fehlen die Vorderbeine mit ihrem dichten tibialen Haarsaum, so kann sich die Drehbewegung ungehemmt auswirken und es erfolgt ein Überschlagen des Tieres. Die Vorderbeine wirken also gleichsam als Tiefensteuer, eine Funktion, die bei anderer Gelegenheit auch den Hinterbeinen teilweise zukommt.

Mittelbein.

Die Mittelbeine sind ebenfalls nach dem Typus der Schreitbeine gebaut (Abb. 2). Sie zeigen jedoch schon eine weitergehende Anpassung an ihre Schwimbfunktion, nicht so sehr in ihrer Gestalt als in ihrer Beborstung. Die Tibia ist zwar etwas verbreitert und flachgedrückt, kann jedoch als solche noch nicht als Ruder gelten; ebenso ist der Tarsus ganz normal, indem die einzelnen Glieder keinerlei Tendenz zur Abplattung und Verschmelzung untereinander zeigen, wie dies bei den Cypriniden und einigen Dytisciden (z. B. *Cybister*) der Fall ist. Dafür ist aber die Außenkante der Tibia und der Tarsus innen und außen an allen Gliedern mit einem dichten Saum sehr langer Schwimmhaare besetzt. Die Schwimmhaare der Tibia erreichen die Länge dieses Gliedes, die des Tarsus sind etwa so lang wie die vier ersten Tarsalglieder zusammen. Sie inserieren an der Tibia nahe an der Außenkante, und zwar an deren Hinterseite in kleinen Pfannengelenken, die in einer Reihe angeordnet sind. In der Ruhe stehen sie etwas gegen die Längsachse der Tibia geneigt. Beim Vorziehen des Beines werden sie durch den Wasserdruck passiv nach hinten gerichtet und hindern so diese Bewegung nicht. Sie können sich auch ganz an die Hinterseite der Tibia anlegen. Während des Schlages jedoch stehen sie mit der Fläche der Tibia in einer Ebene und fast senkrecht zu deren Längsachse, in welcher Lage sie durch die äußere Tibialkante, die als Sperrvorrichtung wirkt, festgehalten werden. Sie sind zwar elastisch, jedoch auch genügend starr, um dem Wasserdruck Widerstand zu bieten und nicht ganz durchgebogen zu werden. Durch ihre dichte

Stellung, gleichartige Inserierung und ihre Starrheit wirken sie dann beim Schlage des Beines als einheitliche Fläche und somit als vorzügliches Ruderorgan. — Ähnliche Verhältnisse finden wir auch beim Tarsus, nur daß dieser zweizeilig bewimpert ist. Sein Haarsaum unterstützt wirksam den der Tibia, dessen Fortsetzung er bildet. Es stellt sich somit die ganze distale Partie des Beines als einheitliche Ruderfläche dar.

Die Bewegung des Beines erfolgt hauptsächlich in zwei Kugelenken, nämlich in dem der Coxa und in dem zwischen Coxa und Trochanter; ein wichtiges Gelenk ist auch noch das Femur-Tibiagelenk, während Femur und Trochanter so innig miteinander verzahnt sind, daß ihre Artikulation nur eine ganz geringe Bewegungsmöglichkeit senkrecht zur Flachseite des Femur bietet.

Die Mittelbeine haben beim Schwimmen eine ähnliche Stellung wie beim Laufen auf dem Lande inne. Das Femur liegt nahezu wagrecht und die Tibia steht zu ihm in einem fast rechten Winkel nach abwärts gerichtet. Der Tarsus bildet jedoch die geradlinige Verlängerung der Tibia oder ist nur wenig nach außen geneigt. Beim Schwimmen schlagen nun die Beine von vorn nach hinten, und zwar ziemlich parallel zur Längsachse des Körpers. Sie legen so einen großen Weg zurück, jedenfalls den größten von allen drei Beinpaaren, weshalb auch ihre Bewegung relativ am

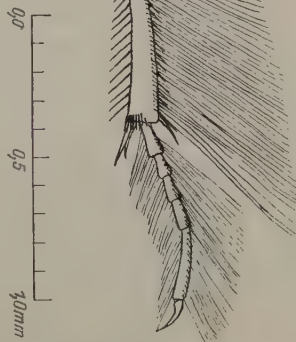


Abb. 2. Rechtes Mittelbein von *Haliplus Wehnckei* GERH.

schnellsten ist. Vermöge dieser raschen Bewegung und ihres kräftigen Baues haben sie die eigentliche Vorwärtsbewegung des Tieres beim Schwimmen zu besorgen. Die Mittelbeine sind also die wichtigsten Lokomotionsorgane (ganz im Gegensatz zu den Dytisciden, bei denen es die Hinterbeine sind). Dies erhellt auch eindeutig aus Amputationsversuchen. Schneidet man nämlich einem Tiere das Mittelbein einer Seite ab, so zeigt sich beim Schwimmen eine deutliche Neigung zum Kreisen, und zwar erfolgt die kreisende Bewegung nach der amputierten Seite hin. Ferner wird in diesem Falle auch die verstümmelte Seite hochgestellt, so daß das Tier in Seitenlage schwimmt. Beide Erscheinungen deuten darauf hin, daß das eine unverletzt gebliebene Mittelbein den wesentlichen Ausschlag für die Richtung der Fortbewegung gibt und mithin hauptsächlich als Schwimmbein in Betracht kommt. Die Seitenlage des Tieres könnte jedoch leicht mißverstanden werden. Würde

nämlich das unverletzte Bein in horizontaler Lage schlagen, so müßte sich ja gerade die zugehörige Seite erheben, während die verstümmelte Körperseite sinken müßte. Durch seine nahezu senkrechte Lage jedoch, die beim Schlage gleichzeitig auch eine nach abwärts gerichtete Bewegung des Tieres zur Folge hat, wird die umgekehrte, oben beschriebene Erscheinung ausgelöst, weil der Zug nach unten nur an der unverletzten, nicht aber auch an der verstümmelten Körperseite angreift.

Noch deutlicher wird die Funktion der Mittelbeine an den Ausfallserscheinungen nach der Amputation *beider* Beine. Das Schwimmvermögen, wenigstens das der geradlinigen Fortbewegung, fehlt nämlich dann vollständig. Das Tier steht senkrecht im Wasser, mit der Abdominalspitze an oder nahe der Oberfläche und versucht so vergeblich geradlinig nach abwärts zu gelangen. In dieser Stellung kommen nur geringe Ortsveränderungen zustande. Beim Tauchen erfolgt Überschlagen. Es ist jedoch dies nicht so sehr auf das Fehlen eines Steuers zurückzuführen, wie wir es bei den Vorderbeinen annehmen mußten, als darauf, daß beim Nichteinsetzen der kräftigen Vorwärtsbewegung die Vorderbeine zu schwach sind, die Drehbewegung aufzuhalten. Ferner kommt auch Rückenschwimmen vor. Das Tier ist demnach im Wasser fast ganz hilflos. Es kann sich nicht oder nur äußerst mangelhaft vorwärts bewegen und seinen Körper im Raume auch nicht richtig orientieren. Alle diese Erscheinungen zeigen deutlich die Wichtigkeit der Mittelbeine für jede Art der Lokomotion auf. Sie sind die eigentlichen Ruderbeine. Wahrscheinlich kommen sie überdies auch noch als Balancierorgane in Betracht, zu welcher Funktion sie durch ihre ausladende Stellung nach den Seiten und nach unten befähigt werden.

Hinterbein.

Auch die Hinterbeine (Abb. 3) sind in ihrer Form noch mehr Schreit- als Schwimmbeine, indem Tibia und Tarsus lang und dünn sind und die fünf Glieder des letzteren keine Abplattung zeigen. Sie weichen daher sehr stark von den Hinterbeinen der Dytisciden ab. Anpassungen an die Schwimmfunktion zeigt der Tarsus, der an den ersten vier Gliedern ebenso wie bei den Mittelbeinen zweizeilig mit langen Schwimmhaaren besetzt ist, nur daß hier die Wimpern an seiner Hinterseite bedeutend länger sind als die an der Vorderseite. Das letzte Tarsalglied ist gänzlich unbehaart. Die Tibia ist in der basalen Hälfte und noch etwas darüber hinaus dünn und fast drehrund. Erst dann erweitert sie sich an der Innenseite schwach stufenförmig und ist von dort an bis zum Ende abgeflacht. Diese erweiterte Stelle ist an der Innenkante mit einem dichten Haarsaum besetzt, während der basale Teil der Innenkante und die ganze Außenkante nur Stachelborsten trägt. Die distale Partie des Hinterbeines ist also nicht in dem Maße zu einem Ruderorgan ausgestaltet, wie

dies bei den Mittelbeinen der Fall ist. Dieser Umstand läßt auf eine geringere Bedeutung der Hinterbeine für die Fortbewegung schließen, eine Annahme, die wir bei den Amputationsversuchen bestätigt finden werden.

Die Hinterbeine stehen bei der Fortbewegung weit am Hinterende des Körpers hervor. Ihre normale Schlagweise beim Schwimmen ist die, daß sie sich von vorn nach hinten und zugleich von der Seite gegen die Medianebene bewegen, wobei die Schlagebene medianwärts etwas nach unten geneigt ist. Da die Bewegung jedoch abwechselnd geschieht, kommt kein wirksames Schließen der Beine zustande, wie es bei den Dytisciden der Fall ist, sondern nur eine Art Wassertreten. — Schneidet man nun das Hinterbein *einer* Seite ab, so erfolgt das Schwimmen — vom Tauchen sei hier vorläufig gänzlich abgesehen — unter Wasser mit normaler Geschwindigkeit und in gerader Richtung, jedoch beschreibt der Hinterkörper dabei eine schwache senkrechte Wellenlinie, derart, daß die Abdominalspitze bei jedem Schlage etwas gehoben wird. Schwimmt das Tier an der Wasseroberfläche, so ist auch von dieser wellenförmigen Bewegung nichts zu merken, da sie von der Oberflächenspannung gehemmt wird, und das Schwimmen macht einen ganz normalen Eindruck. — Werden *beide* Hinterbeine amputiert, so schwimmt das Tier an der Oberfläche des Wassers zwar mit fast unverminderter Geschwindigkeit, jedoch mit starken horizontal pendelnden Bewegungen des Abdomens.

Diese werden dadurch hervorgerufen, daß sich die starken, abwechselnden Stöße der Mittelbeine direkt auf das Abdomen fortpflanzen. Sind nun die Hinterbeine vorhanden, so wirken sie vermöge ihrer weit nach hinten ausgestreckten Lage als Seitensteuer und hemmen diese Pendelbewegung, welche Funktion noch durch den fast unmittelbar auf die Mittelbeine folgenden Schlag an der entgegengesetzten Seite unterstützt wird; fehlen sie aber, so kann sich die Pendelbewegung ungehindert auswirken. Sie funktionieren also gleichsam als Seitensteuer, wenn auch dies durchaus nicht ihre Hauptaufgabe ist. — Ein Schwimmen unter

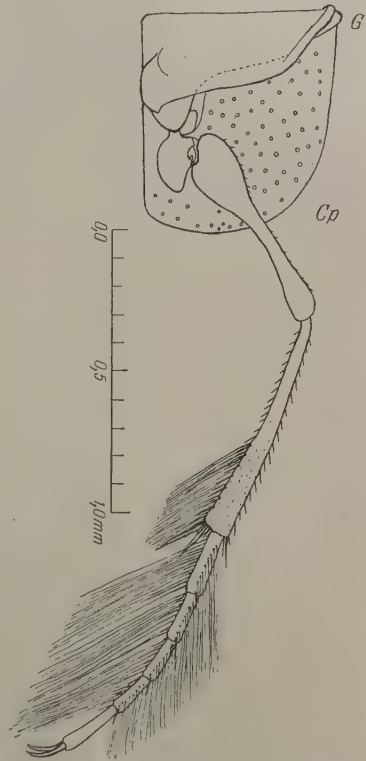


Abb. 3. Rechtes Hinterbein von *Haliplus Wehnckei* GERH. von oben gesehen. Cp = Coxalplatte, G = seitliche Gelenkungsstelle der Coxalplatten an den Elytren.

Wasser erfolgt beim Fehlen beider Hinterbeine nicht. Wird das Tier untergetaucht, so kommt es sofort wieder an die Oberfläche, wobei es Spiralen beschreibt und sich mehrmals überschlägt. Auch diese Erscheinungen sind durch das Fehlen eines Steuers am Hinterende des Tieres zu erklären. Durch den kräftigen Schlag der Mittelbeine, die ja am Körper nach abwärts hängen, wird eine Drehbewegung erzeugt, welche normalerweise durch die Hinterbeine (und Vorderbeine) aufgehalten wird, sich aber beim Fehlen derselben ungehemmt auswirkt und ein Überschlagen des Tieres in der Senkrechten zur Folge hat.

Spiele also die Hinterbeine bei der eigentlichen Lokomotion auch keine wesentliche Rolle, indem sie auf die Geschwindigkeit der Fortbewegung nur wenig Einfluß ausüben, so sind sie doch als Steuerorgane von großer Wichtigkeit. Sie dienen dazu, die Orientierung des Tieres im Raume, sei sie nun horizontal oder geneigt, für die Dauer der in dieser Richtung (in der Verlängerung der Längsachse des Tieres) erfolgenden Bewegung festzuhalten.

Außer diesen eben beschriebenen Anpassungen der distalen Beinpartie an die Schwimmfunktion zeigen die Hinterbeine in ihren basalen Teilen andere, weit tiefer greifende Formveränderungen. Diese beziehen sich vor allem auf die Coxa, welche zu einer großen, die drei ersten Ventralsegmente, den Trochanter und einen Großteil des Femur bedeckenden Platte erweitert und mit dem Metasternum ziemlich fest verbunden ist, so daß sie nur in geringem Ausmaße distal gelüftet werden kann (vgl. Abb. 1). Die biologische Bedeutung dieser Bildung wird später bei der Atmung besprochen werden. An der Coxa inseriert vermittels eines Kugelgelenkes der annähernd herzförmige Trochanter (Abb. 4). Sein halbkugelförmiger Gelenkkopf ragt durch einen horizontalen Schlitz in die koxale Gelenkpfanne. Er ist mit elastischen Borsten besetzt, die eine federnde Bewegung in diesem stark beanspruchten Gelenk ermöglichen. Der Schlitz der Gelenkpfanne, durch den der Hals des Trochanters ragt, bildet die Führung, so daß nur eine Bewegung von links nach rechts und umgekehrt, also horizontal, möglich erscheint. Nach außen wird die Bewegung des Trochanters, die einen Winkel von 100—110° umfaßt, durch eine kurze aber kräftige Borste an der Basis des Halses gehemmt, indem diese an der Coxa anstößt. — Höchst eigenartig ist die Form und Insertion des Femur. Dieses ist annähernd hantelförmig, indem seine Enden, besonders jedoch das proximale, stark verdickt sind, während die mittlere Partie dünn und drehrund ist. Das Trochanter-Femurgelenk, welches wir bei den übrigen Beinen ziemlich bewegungsunfähig fanden, ist hier auf eigenartige Weise modifiziert (Abb. 4). Es stellt ein Mittelding zwischen einem Scharnier- und einem Kugelgelenk dar und liegt nicht am distalen Ende des Trochanters, sondern an dessen Außenseite nahe seiner Basis. Der wichtigste Bestandteil desselben ist

ein zapfenförmiger, etwas gebogener Gelenkkopf des Femur, der in eine dorsal offene Gelenkpfanne des Trochanters eingreift. Dieser Gelenkkopf weist eine schuppenartige Struktur seiner Oberfläche auf. Er ist es, der eine Drehung des Femur um etwa 40^0 oder etwas darüber gegen den Trochanter ermöglicht. Die Drehung erfolgt jedoch nur nach einer Richtung, und zwar wird dabei die Hinterseite des Femur gehoben, während die Vorderseite als ungefähre Verlängerung des Gelenkkopfes die Drehachse bildet. Der Trochanter bleibt bei dieser Bewegung in Ruhe.

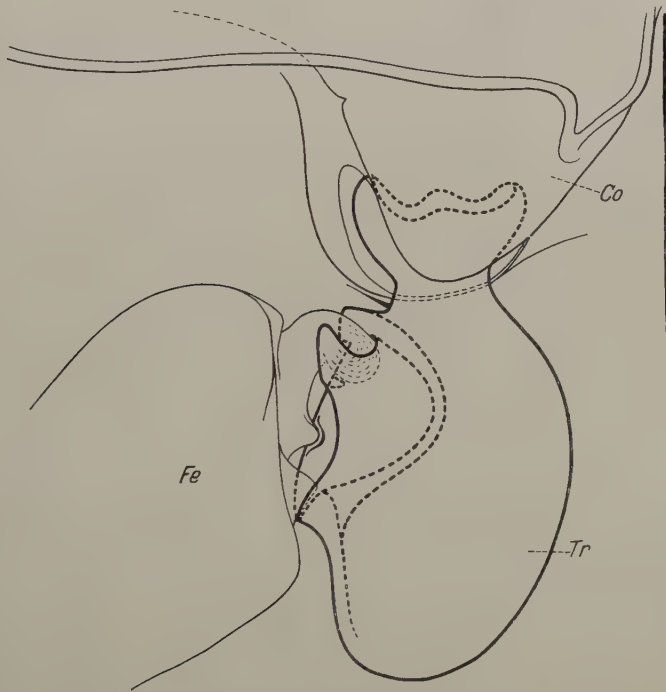


Abb. 4. Coxa-Trochanter- und Trochanter-Femurgelenk des linken Hinterbeines von oben.
Co = Coxa, Tr = Trochanter, Fe = Femur.

Weiter sitzen am Femur unterhalb des großen Zapfens noch zwei kleinere Gelenkhöcker. Der eine greift in eine seichte Gelenkpfanne, die sich etwa in halber Höhe der ventralen Wand der großen Trochantergelenkpfanne befindet. Er hat eine Drehung des Femur in ventraler Richtung zu verhindern. Der zweite greift in den unteren Rand der großen Trochantergelenkpfanne und festigt so das Femur gegen eine nach hinten gerichtete Bewegung. Bei der Drehung des Femur beschreibt er innerhalb der Gelenkpfanne den entsprechenden Weg.

Während nun beim normalen Schwimmen das eben beschriebene Trochanter-Femurgelenk in Ruhe bleibt und die Bewegung nur im Coxa-

Trochantergelenk (und im Kniegelenk) erfolgt, tritt es beim Tauchen in Aktion. Befindet sich nämlich ein Tier zur Luftaufnahme an der Oberfläche des Wassers, aus dem die unbenetzbare Hinterleibspitze hervorragt, so bedarf es einigen Kraftaufwandes, diese von der Adhäsion der Luft zu befreien und den durch die Luftaufnahme spezifisch leichten Körper zum Sinken zu bringen. Dies geschieht nun folgendermaßen: Das Tier hängt in schiefer Lage mit nach oben gerichteter Hinterleibspitze an der Oberfläche des Wassers. Will es tauchen, so werden die Hinterbeine zunächst so weit als möglich angezogen. Ihre Femora liegen dann in einer faltenartigen Rinne nahe der Basis der Coxalplatte, in die sie ihrer Form nach genau hineinpassen; die Knie weisen so in einem Winkel von etwa 30^0 nach vorn. Nun tritt die oben beschriebene Drehung des Femur gegen den Trochanter ein, wobei die Hinterseite des Femur und damit zugleich auch die Tibia und der Tarsus gehoben wird. Diese Bewegung wird noch ergänzt durch eine Drehung im Kniegelenk, so daß schließlich der Endteil der Tibia und der Tarsus über den Körper und zwar *vor* dessen Schwerpunkt zu liegen kommen, wobei sich die Tarsenspitzen der beiden Beinpaare in der Medianlinie treffen können. Nun drücken diese Teile, die ja mit langen, benetzbaren Haaren besetzt sind und eine einheitlich wirkende große Fläche darstellen, von unten gegen das Oberflächenhäutchen des Wassers. Dadurch, daß die Haare benetzbar sind, kann dieses Abstoßen mit einigem Kraftaufwand erfolgen, ohne daß die breite Fläche des Tarsus das Oberflächenhäutchen durchstößt; wären die Haare unbenetzbar, wie es z. B. die Hinterleibspitze des Käfers ist, so würden sie ja sofort emportauschen. Durch diesen kräftigen Druck, der vor dem Schwerpunkt des Tieres ansetzt, wird nun der Kopf und Vorderkörper nach unten gedrückt, wobei der Teil der Elytrenspitze, der mit der Luft in Berührung war, von dieser losgelöst wird. Schließlich wird auch die äußerste Abdomenspitze, die am längsten an der Oberfläche bleibt, von der Adhäsion der Luft losgerissen und das Tier wird nach unten geschneilt, worauf die Schwimmbewegungen einsetzen. Natürlich gehen diese Vorgänge äußerst rasch vor sich und beanspruchen nur den Bruchteil einer Sekunde.

Interessant zu beobachten ist der Tauchvorgang in einem Wasser mit geringer, unternormaler Oberflächenspannung, wie sie z. B. bei längerem Stehen durch Verunreinigung mit organischen Substanzen auftritt. Es ist dann nämlich das Tauchen sehr erschwert und die Tiere müssen größere Anstrengungen machen, um in die Tiefe zu gelangen. Beobachten konnte ich dies bei einem Wasser mit der Oberflächenspannung von 0,9 (Leitungswasser hat eine solche von 1,0)¹. Es ist dies dadurch zu er-

¹ Die Bestimmung der Oberflächenspannung verdanke ich Herrn Dr. STEINER, welcher derzeit mit Untersuchungen über die biologische Bedeutung derselben beschäftigt ist.

klären, daß die Hinterbeine bei dem von unten gegen das Oberflächenhäutchen gerichteten Druck an dem weniger elastischen Häutchen nicht genügend Widerstand finden; das Oberflächenhäutchen gibt dem Druck nach, so daß kein wirksames Abstoßen zustande kommen kann, ja die Tarsen sogar die Oberfläche des Wassers durchstoßen und mit der Luft in Berührung kommen. Die Tiere mühen sich dann lange vergeblich, von der Oberfläche loszukommen und wiederholen öfters ihre Tauchversuche mit der charakteristischen Stellung der Hinterbeine. Vielleicht wird das Tauchen in diesem Falle auch noch dadurch erschwert, daß sich auf länger stehendem Wasser ein dünnes, klebriges Bakterienhäutchen bildet, an dem das Tier mit den langbehaarten Endabschnitten seiner Hinterbeine hängen bleibt.

Die hervorragende Bedeutung der Hinterbeine für das Tauchen zeigt sich auch daran, daß nach ihrer Amputation das Tauchvermögen vollständig fehlt. Schon nach dem Abschneiden der Tarsenglieder ist das Tauchen stark behindert. Es kann jedoch in diesem Falle mit Hilfe des ebenfalls beborsteten Endabschnittes der Tibia nach einiger Zeit wieder „erlernt“ werden. Aber schon nach der Amputation *eines* ganzen Beines fehlt das Tauchvermögen. Das Tier versucht zwar mit dem restlichen Hinterbein sich von der Oberfläche zu befreien; dies gelingt ihm jedoch nicht und es erfolgt nur ein Umlegen auf die Seite, wobei der Vorderkörper allerdings noch etwas unter Wasser gedrückt wird. Gänzlich fehlt das Tauchvermögen nach der Amputation *beider* Hinterbeine. Das Tier hängt dann hilflos in ganz horizontaler Lage an der Oberfläche, wobei ein großer Teil des Rückens mit der Luft in Berührung steht.

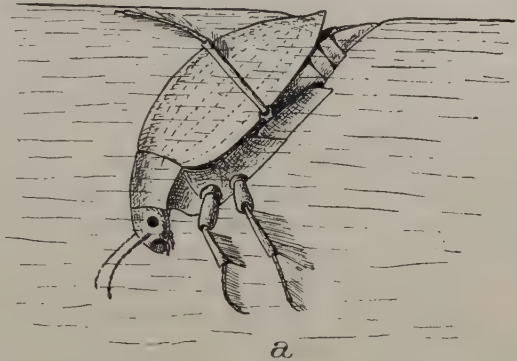
Diese Versuche zeigen eindeutig, daß die wichtigste Funktion der Hinterbeine das Abstoßen des Tieres von der Oberfläche des Wassers ist. Erst in zweiter Linie kommen sie auch als Schwimmbeine in Betracht, ohne jedoch auf die Geschwindigkeit der Fortbewegung einen wesentlichen Einfluß auszuüben. Von Bedeutung sind sie aber noch als Steuerorgane bei jeder wie immer gerichteten Bewegung. Sie funktionieren dabei rein passiv vermöge ihrer weit nach hinten ausgestreckten Lage, können jedoch auch aktiv die Richtung der Bewegung beeinflussen, indem das Hinterbein einer Seite weiter ausholend schlägt; dann ändert sich nämlich die Richtung der Bewegung nach derselben Seite hin. Schlägt also z. B. das linke Hinterbein mehrmals hintereinander mit größerem Aktionsradius, wobei es jedoch nicht wieder bis zur Medianebene zurückkehrt, so wird beim Schwimmen ein Bogen nach links beschrieben. Dies ist darauf zurückzuführen, daß das weit nach links ausgestreckte Hinterbein gleichsam als Steuer wirkt, ähnlich wie das Steuer an einem Boote. Der vielleicht auch etwas kräftigere Schlag spielt dabei keine Rolle. Er müßte ja sonst die Steuerwirkung wieder aufheben, was aber nicht geschieht.

5. Die Luftversorgung.

Wie alle Insektenimagines, so sind auch die Halipliden zur Atmung auf atmosphärischen Sauerstoff angewiesen. Sie müssen daher in ziemlich regelmäßigen Abständen an die Oberfläche des Wassers kommen, um frische Luft aufzunehmen. Ähnlich wie die Dytisciden besitzen aber auch die Halipliden Einrichtungen zur Aufnahme eines größeren Luftvorrates, mit dem sie längere Zeit unter Wasser aushalten können. Zwischen den Abdominaltergiten und den Elytren befindet sich nämlich ein größerer Hohlraum, der mit Luft gefüllt werden kann. Die Stigmen der Abdominalsegmente liegen ziemlich weit dorsal, so daß sie mit diesem Hohlraum in Verbindung stehen und aus ihm die Luft entnehmen können. Diese dorsale Luftkammer ist nach allen Seiten hermetisch verschlossen. Die Decke bilden die beiden Elytren, die in der Medianlinie mit einer doppelt verfalzten Naht ineinandergreifen, wie dies ähnlich für die Dytisciden und Gyriniden (vgl. BOTT, 3) beschrieben wurde. An den Seiten schließen die Elytren fest an den Körper an, indem sie längs ihres Randes eine Falte besitzen, die in eine Rinne des Abdomens eingreift. Die sich berührenden Stellen der Elytren und der Abdominalseiten sind dicht mit feinen Zähnchen und Haaren besetzt, welche als Dichtung wirken. An der Spitze sind die Elytren verflacht und liegen dem letzten Abdominaltergit dorsal fest an. Auch diese Berührungsstelle ist abgedichtet, indem das Tergit dicht und kurz samtartig behaart ist. Auf diese Weise ist das Eindringen von Wasser in den dorsalen Luftraum unmöglich gemacht.

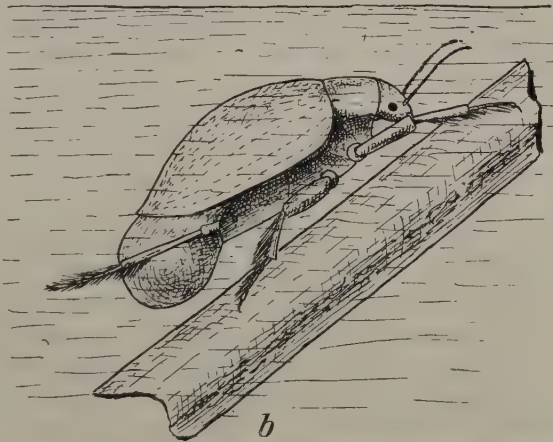
Bei der Erneuerung des Luftvorrates benimmt sich *Haliplus* ähnlich wie die Dytisciden. Er kommt zu diesem Zwecke an die Oberfläche und streckt seine unbenetzbare Hinterleibspitze etwas über das Wasser empor. Er hängt dabei unter einem Winkel von etwa 40° an der Oberfläche, durch die Adhäsion der Luft in dieser Stellung festgehalten. Nun öffnet er den dorsalen Luftraum, indem er die Spitze des Abdomens etwas vorstreckt und senkt, bis das letzte Abdominalsegment fast wagrecht liegt, so daß der Wasserspiegel an die Grenze von Sternit und Tergit reicht und letzteres gleichsam auf dem Wasser schwimmt (Abb. 5, A). Die so durch das Abbiegen des Abdomens entstandene Öffnung reicht seitlich bis zu der Stelle, an der der Rand der Flügeldecken deutlich winklig abgelenkt ist, also etwa bis zum letzten Sechstel der Elytrenlänge. Dort finden sich wieder besondere Einrichtungen, um das Eindringen von Wasser zu verhindern. Die Elytren besitzen nämlich auf ihrer Unterseite etwas vor diesem Knick neben dem Seitenrande ein kurzes, aber hoch erhobenes Längsfältchen mit schuppenartiger Struktur, dessen Kamm nach außen gebogen ist (vgl. Abb. 8, F). Bei abgebogenem Abdomen greift nun dieses Fältchen in die Pleuralfalte, die an dieser Stelle mit einer besonderen beweglichen Chitinlamelle ausgestattet ist (Abb. 6, V), und bildet so gerade an der kritischen Klaffstelle einen wirksamen Ab-

schluß. — Das Tier hängt auf diese Weise längere Zeit an der Oberfläche, ohne daß seine Hinterleibspitze benetzt wird. Es kann eine gründliche Erneuerung seines Luftvorrates durchführen und auch direkt frische Luft in sein Tracheensystem pumpen, denn die hintersten Stigmen liegen ganz frei. Will das Tier tauchen, so schließt es seinen dorsalen Luftraum, indem es das Abdomen wieder in die normale Lage bringt. Das Tier verweilt bei der Luftaufnahme oft mehrere Minuten an der Oberfläche und nicht, wie BROCHER (5) angibt, nur ganz kurze Zeit.



a

Außer dieser dorsalen Luftkammer besitzen die Halipliden jedoch noch ein weiteres, bisher wenig beachtetes Luftreservoir. Es wird durch die schon erwähnten Coxalplatten gebildet. Diese lassen zwischen sich und den dreiersten, schalenartig eingesenkten Abdominalsterniten (vgl. Abb. 1) einen flachen Raum frei, in dem sich der Trochanter und das Femur bewegt. Die so gebildete Tasche ist nach hinten und an



b

Abb. 5. a *Haliplus* in Atemstellung an der Wasseroberfläche hängend.
b *Haliplus* in Ruhestellung mit abdominaler Luftblase.

den Seiten offen, wird aber vorn durch die Insertionsstelle der Coxalplatten, die, wie schon erwähnt, zu einer Rinne zur Aufnahme des Femur erweitert ist (vgl. Abb. 3), abgeschlossen. Dadurch, daß die Coxalplatten in der Medianlinie miteinander verlötet sind, bilden sie einen einheitlichen Deckel über die ganze Breite des Abdomens.

Es hat nun schon BROCHER (4) beobachtet, daß beim getauchten Käfer eine Luftblase unter den Coxalplatten sichtbar wird. Er beschreibt das auf S. 178 folgendermaßen: „L'insecte, après être venu respirer à la

surface de l'eau, par l'extrémité postérieure de sous corps, comme le font les Dyticidés, plongeait et vint s'accrocher à la tige d'un végétal qui touchait la paroi de l'aquarium. Ce fait me permit d'observer l'*Haliphus*, avec une forte loupe. — Quel ne fut pas mon étonnement de voir de l'air apparaître sous la plaque coxale, de voir et air sortir de dessous la plaque et de voir l'insecte chercher à l'étendre sur son abdomen en le brossant avec ses pattes! — J'examinai la chose plus attentivement, au moyen du microscope, après avoir placé l'insecte dans une cellule en verre. Je dus me rendre à l'évidence: l'*Haliphus*, après avoir inspiré de l'air au moyen de ses stigmates abdominaux postérieurs, refoulait ensuite celui-ci sous sa plaque coxale. L'air ne pouvait arriver à cet endroit qu'en s'insinuant dans l'espace intersegmentaire entre le métathorax et le premier segment abdominal.“ — Demanch hatte er wohl die Erscheinung beobachtet, war sich aber über den eigentlichen Vorgang noch im Unklaren. Denn es läßt sich schwer vorstellen, wie die Luft, nachdem sie durch die hinteren Stigmen aufgenommen wurde, „in den intersegmentalen Raum zwischen Metathorax und erstem Abdominalsegment einströmen“ soll. In einer späteren Arbeit (5) geht BROCHER nochmals auf diese Verhältnisse genauer ein. Er wendet sich darin mit Recht gegen MATHESON (11), welcher behauptet, daß an der Oberfläche des Wassers die atmosphärische Luft direkt in die Coxaltasche aufgenommen wird, indem der hintere Rand der Coxalplatten mit der Luft in Berührung tritt. Daß dies nicht der Fall ist und daß der Luftvorrat unter den Coxalplatten nur sekundär dorthin gelangt und für die eigentliche Atmung unwesentlich ist, belegt er mit einer Reihe von Experimenten. Eine weitere Klärung des Atmungsvorganges bringt aber auch diese Arbeit nicht. Eine Verbindung des dorsalen Luftraumes mit der Coxaltasche, durch welche ein Luftaustausch stattfinden kann, wird auch hier nur theoretisch angenommen. Nach eigener Beobachtung geht dieser Vorgang folgendermaßen vor sich: Der dorsale Luftraum und die Coxaltasche — wie ich den Raum zwischen Coxalplatten und Abdomen kurz nennen will — stehen miteinander in Verbindung. Diese Verbindung wird dadurch hergestellt, daß der Basalteil der Coxalplatten seitlich mit einer Art von Gelenkhöcker in den an dieser Stelle ausgeschnittenen Elytrenrand eingreift (vgl. Abb. 3 und 8, G). Um die durch ihre median gelegene Insertion und diese seitliche Gelenkungsstelle gedachte Achse können sich die Coxalplatten etwas bewegen, derart, daß sie sich distal vom Abdomen abheben. Dieser seitliche Gelenkausschnitt der Elytren stellt nun auch gleichzeitig die Kommunikation zwischen dorsalem Luftraum und Coxaltasche her. Die Luft kann nämlich durch ihn in die Basis der Coxaltasche, und zwar zunächst in die Femoralfalte einströmen. Vermöge der Adhäsion am dort unbenetzbaren Chitin verbreitet sie sich dann über die ganze Tasche. Das Tier kann willkürlich die Luft in die

Coxaltasche einpressen oder sie wieder in den dorsalen Luftraum zurückströmen lassen, indem es in ersterem Falle die Tergite des Abdomens gegen die Elytren hebt und so den dorsalen Luftraum verkleinert, in letzterem Falle aber umgekehrt die Tergite senkt. Beim Heben der Tergite muß die komprimierte Luft durch den erwähnten Gelenkausschnitt der Elytren in die Coxaltasche stürmen, da dies der einzig freie Ausweg ist. Beim Senken derselben entsteht zwischen Elytren und Abdomen ein luftverdünnter Raum, in den die Luft aus der Coxaltasche wieder einströmt. So hat es das Tier in der Hand, beliebig oft die Lage eines Teiles seines Luftvorrates zu wechseln.

Übrigens kann man auch mit einem Versuch den hier erläuterten Vorgang demonstrieren. Führt man nämlich bei einem frisch getöteten oder nur betäubten Tier eine feine Kapillarpipette am Hinterende des Körpers in den dorsalen Luftraum ein, was sich bei einiger Vorsicht ohne Verletzung der umgebenden Chitinteile durchführen läßt, und preßt mit einem leichten Druck auf die Gummikappe der Pipette Luft unter die Elytren, so sieht man diese bald auch in den Coxaltaschen erscheinen. Durch Verminderung des Druckes auf die Pipettenkappe läßt sich diese Luft auch wieder absaugen. Von Vorteil ist es, wenn man dabei die Coxalplatten mittels eines feinen Spänschens etwas vom Abdomen abspreitzt, da sie sonst zu fest an dem durch die Pipette etwas nach abwärts gebogenen Abdomen anliegen. Natürlich ist es bei diesem Versuche unvermeidlich, daß auch neben der Pipette Luftbläschen aus dem nicht mehr dicht abgeschlossenen Hinterende des Tieres ausströmen.

Beobachtet man nun ein lebendes Tier auf diese Vorgänge hin, so kann man folgendes feststellen: Hängt das Tier zur Luftaufnahme an der Wasseroberfläche, so sind die Coxaltaschen meist leer. Doch schon im Augenblick des Tauchens, wenn der dorsale Luftraum wieder durch das Abdomen abgeschlossen wird, wird etwas überschüssige Luft unter die Coxalplatten gepreßt. Ja mitunter hat es den Anschein, als würde durch rasches Tauchen eine Luftblase an der Spitze des Abdomens festgehalten, mit unter Wasser gerissen und dann direkt durch Heben der Coxalplatten und durch Bewegungen der Hinterbeine in die Coxaltasche aufgenommen. Bei der Schnelligkeit dieses Vorganges konnte ich darüber jedoch nicht völlige Klarheit gewinnen. Der getauchte Käfer sucht nun

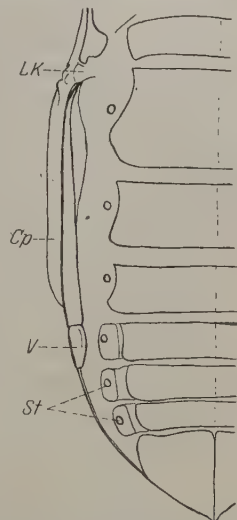


Abb. 6. Linke Seite des Abdomens nach Entfernung der Elytren und häutigen Flügel von oben. *Lk* = Luftkanal, der die Verbindung des dorsalen Luftraumes mit der Coxaltasche herstellt, *Cp* = Randpartie der etwas vorschauenden Coxalplatte, *V* = bewegliche Chitinlamelle, die in eine korrespondierende Falte der Elytren eingreift und bei der Atmung als Verschlussspalte wirkt, *St* = Stigmen.

bald eine Pflanze auf, an der er sich anklammern kann. Ist dies geschehen, so läßt er mehr Luft in die Coxaltasche eintreten, indem er den dorsalen Luftraum auf oben beschriebene Art teilweise entleert. Die Luft tritt nun in Form einer Blase am Hinterrande der Coxalplatten hervor und wird dort durch die Kapillarität des engen Coxaltaschenraumes festgehalten. Hat das Tier eine schiefe Lage, so kommt es vor, daß die Luftblase nach der höher liegenden Seite drängt. Sie wird dann durch Bewegungen der Femora der Hinterbeine wieder in die richtige Lage gebracht. Überhaupt treten die Hinterbeine öfter in Aktion, um die Luftblase, die durch ihren Auftrieb, besonders wenn dieser seitlich angreift, leicht hinderlich werden kann, auszubreiten oder in entsprechende Lage zu bringen. Wenn die Luft unter den Elytren durch das Atmen verbraucht ist, so wird die in der Coxaltasche befindliche herangezogen. Sie wird unter die Elytren zurückgesaugt, mischt sich dort mit der verbrauchten und die überschüssige Menge wird wieder an die Coxaltasche abgegeben. Dieser Vorgang kann sich öfters wiederholen. Ebenso wird die Luft aus den Coxaltaschen meist zurückgezogen, wenn das Tier schwimmen will. Doch kann die Schwimmbewegung auch mit der abdominalen Luftblase erfolgen.

Hält sich das Tier länger unter Wasser auf, sei es ruhend oder beim Fressen, so wird noch eine weitere Luftquelle ausgenützt. Es wird dann nämlich fast der ganze Luftvorrat in die Coxaltasche gepreßt, so daß er als große Blase weit aus ihr heraustritt und am Abdomen hängt (Abb. 5, B). Dann schlagen die Hinterbeine gleichzeitig und in gleichmäßigem Rhythmus gegen diese Blase, wobei sie sich nicht in einer Ebene bewegen, sondern die Tarsen eine flache, horizontal liegende Ellipse beschreiben. Es wird auf diese Weise ein ständiger Strom frischen Wassers an der Luftblase vorbeigeführt. Die durch das Atmen an Kohlensäure überladene Luft der Blase kann einen Teil derselben an das Wasser abgeben, sich so entgiften und für das Tier wieder brauchbarer werden. Vielleicht nimmt die Luftblase auch gleichzeitig etwas Sauerstoff aus dem Wasser auf, wodurch ein noch längeres Verweilen des Tieres unter Wasser ermöglicht wäre. Die Kohlensäureabgabe läßt sich jedenfalls eindeutig feststellen, indem man mit einer Kapillarpipette Barytwasser an das Hinterende des Tieres bringt, während es die beschriebenen Bewegungen mit den Hinterbeinen ausführt. Es tritt dann eine deutliche Trübung in dem durch das Strudeln bewegten Wasser auf. — Die Stellung des Käfers bei dieser Betätigung ist ganz charakteristisch und kann als Ruhestellung bezeichnet werden. Während die Vorder- und Mittelbeine zum Festklammern an der Unterlage benützt werden, schweben die Hinterbeine frei im Wasser und führen die beschriebenen Bewegungen aus, die nur zeitweise unterbrochen werden, worauf dann auch dieses Beinpaar zum Anklammern dient. Diese Strudelbewegungen der Hinterbeine können

infolge ihres gleichmäßigen Rhythmus nicht mit solchen Bewegungen verwechselt werden, die zum Haltsuchen, zum Tasten nach einer Unterlage ausgeführt werden, und welche dementsprechend viel unregelmäßiger, mehr zappelnd sind.

Diesen Vorgang hat auch FALKENSTRÖM (8) beobachtet. Er schreibt nämlich auf S. 16: „Oftmals, wenn das Tier still sitzt, und vor allem, wenn es frißt, sind die Hinterbeine in stetiger Bewegung. Sie führen eine mehr oder weniger langsame, rotierende oder pendelnde Bewegung aus, die unverkennbar beabsichtigt, das Wasser in Strömung zu versetzen, um dem Luftbläschen unter dem Abdomen einen beständigen Wasserumtausch zu sichern“; und weiter: „Die Algenmassen im Freien, in denen sich die Halipliden meistens aufhalten, sind bekanntlich öfters mit Gasbläschen reichlich versehen, die wohl jedenfalls stark sauerstoffhaltig sind. Ich habe zu Hause niemals beobachtet, daß ein *Haliplus* solch ein Gasbläschen zum Atmen direkt verwertet. Vermutlich bedingt indessen das Vorhandensein dieser Gasbläschen eine vermehrte Sättigung des Wassers mit Sauerstoff in dem Maße, daß ein *Haliplus* seinen Sauerstoffbedarf ganz einfach durch Diffusion zwischen seinem Luftbläschen und dem im Wasser gelösten Sauerstoff in der Regel decken kann.“ Er mißt jedoch diesem Vorgang zweifellos allzuviel Bedeutung zu, wenn er glaubt, daß allein durch die absorbierende Tätigkeit des Wassers und der abdominalen Luftblase der Sauerstoffbedarf des Käfers gedeckt werden kann, wie er dies zu behaupten scheint, indem er auf S. 19 sagt: „Es ist zwar richtig, daß die Halipliden unter gewissen Umständen — d. h. ausnahmsweise — atmosphärische Luft wie die Dytisciden einnehmen können, gewöhnlich aber — d. h. in der Regel — begnügen sie sich mit dem Gasaustausch unter Wasser durch Diffusion von und zu ihrem in dem Coxalraumbläschen befindlichen Luftvorrat.“

Die Dauer des Tauchens ist verschieden. Während nämlich ein nicht beunruhigtes Tier etwa alle 3—5 Minuten an die Oberfläche kommt, um wieder frische Luft aufzunehmen, und dabei auch länger an der Wasseroberfläche verbleibt, kann ein beunruhigter Käfer, der sich z. B. in den Bodenschlamm eingewühlt hat, dort auch 10 Minuten verbleiben. Ähnlich lange bleiben die Tiere auch ununterbrochen beim Fressen unter Wasser, doch werden in diesem Falle meist sehr intensive Bewegungen mit den Hinterbeinen ausgeführt, um der abdominalen Luftblase frisches Wasser zuzuleiten. Selten verweilen die Käfer längere Zeit unter Wasser, sind dies jedoch auch imstande. So beobachtete ich einmal ein Pärchen, welches während und nach der Kopula etwa 1 Stunde unter Wasser blieb, ohne während dieser Zeit zur Luftaufnahme an die Oberfläche zu kommen. Dies dürften jedoch nur Ausnahmefälle sein. Normalerweise erneuern die Tiere in ziemlich kurzen Zeitabständen, wie schon gesagt, etwa alle 3—5 Minuten ihren Luftvorrat.

6. Nahrung und Nahrungsaufnahme.

Über die Nahrung der Halipliden finden sich in der Literatur sehr widersprechende Angaben. Während nämlich alle älteren Autoren, wie GANGLBAUER (9), REITTER (14) und andere sagen, daß sich die Vertreter dieser Familie sämtlich vom Raube ernähren, also in dieser Beziehung mit den Dytisciden übereinstimmen, gibt in neuerer Zeit MATHESON (11) und nach ihm BLUNCK (2) an, daß die Tiere Algen, und zwar *Conferva*, *Nitella*, *Chara* usw. fressen, also vegetabilische Kost verzehren. Dabei stellen die beiden letztgenannten Autoren die Aufnahme animalischer Nahrung ganz in Frage. Ebenso beobachtete PEARCE (12) zwei *Haliphus*-Arten, nämlich *H. Wehncke* GERH. und *H. lineatocollis* MARSH., beim Fressen von Algen, und zwar von *Spirogyra* und *Ulothrix*. Er stellte im Darminhalt Chlorophyll fest. Auch BROCHER (5) bezeichnet die Halipliden als Vegetarier, die nur in Gefangenschaft mitunter tote Insekten fressen, und FALKENSTRÖM (8) glaubt „feststellen zu können, daß nicht nur *H. immaculatus*, sondern auch mehrere andere Haliplidenarten, wenn nicht alle, Algenfresser sind, und daß sie nur in Ermangelung der Algen oder vielleicht anderer geeigneter Wassergewächse bei stärkerem Hunger animalische Nahrung angreifen“ (S. 15). Er fütterte jedoch seine Tiere auch ausschließlich mit Fleisch, stellte aber dann eine größere Sterblichkeit fest. — Es war also auch dieses Kapitel von Grund auf zu klären, um so mehr, als über die Art und Weise der Nahrungsaufnahme überhaupt noch keine Angaben vorlagen.

Bei *Haliphus Wehncke* — sowie auch bei *H. lineatocollis* und *ruficollis* — besteht nun die Nahrung hauptsächlich aus Vegetabilien, und zwar wird vorwiegend die Fadenalge *Spirogyra* aufgenommen, die somit als Hauptnahrungsmittel in Betracht kommt. Weniger gerne werden andere Algen, wie z. B. *Voucheria*, angenommen und nur in geringer Menge gefressen. Beim Fehlen jeder anderen Nahrung sah ich auch einmal, wie ein Tier den üppigen Aufwuchs von *Elodea*-Trieben abweidete, der nach der Bestimmung von Dr. GEITLER vorwiegend aus Diatomeen, und zwar aus Arten der Gattungen *Diatoma*, *Synedra*, *Gomphonema*, *Eunotia* und *Achnanthes* bestand, die mit *Mougeotia*, *Oedogonium*, *Ulothrix* und *Conferva* durchsetzt waren. Jedenfalls blieb dies aber eine vereinzelte Beobachtung und darf daher nicht verallgemeinert werden. Ein Verzehren derberer Pflanzen, wie *Chara* oder *Elodea*, konnte ich nie feststellen, obwohl MATHESON (11) und BLUNCK (2) auch *Chara* als Nahrung allerdings für *H. immaculicollis* HARR., eine nordamerikanische Art, angeben. — Neben der pflanzlichen Nahrung wird jedoch auch animalische Kost gern angenommen, wenn diese auch gegenüber der ersteren stark zurücktritt. Die Käfer durchsuchen den Bodenschlamm nach kleinen Oligochäten und Nematoden und greifen auch größere Tiere, wie Larven von *Anopheles*, *Culex*, *Chironomus* und anderen Dipteren an. Diese

Tiere werden gierig angefallen und in kurzer Zeit bis auf die harten Chitintteile der Kopfkapsel und einige größere Borsten aufgefressen. Sobald ein Käfer an einer Dipterenlarve zu fressen beginnt, kann man beobachten, wie auch die anderen Tiere seiner näheren Umgebung unruhig werden und zu suchen beginnen, bis sie schließlich die Nahrung gefunden haben. So sind dann schließlich drei bis vier *Haliphus* um das eine Opfer versammelt, wobei es jedoch zu keinerlei Streitigkeiten kommt. Es ist daraus ersichtlich, daß die animalische Kost gern angenommen wird und ihr „Geruch“ die Käfer auch von einiger Entfernung herbeilockt. Überhaupt scheint die animalische Nahrung als Ergänzung der pflanzlichen Kost lebensnotwendig zu sein. Bietet man den Tieren nämlich in Gefangenschaft erstere nicht, so gehen sie die Leichen ihrer Artgenossen an, die sich ja in gut besetzten Aquarien immer finden. Sie fressen dann diese Leichen mit Vorliebe am Hinterende an, wo sie bald zu den Weichteilen gelangen. Bei vorgeschrittener Mazeration gelingt es ihnen auch, den Kopf anzubeißen und so von vorn die Eingeweide zu erreichen. Bei dieser Beschäftigung kann man ebenfalls oft zwei bis drei Tiere gleichzeitig an einer Leiche beobachten. Das Resultat ist dann bald eine mehr oder weniger hohlgefressene Chitinhülle. — Es wird also demnach vorwiegend pflanzliche, daneben jedoch auch regelmäßig animalische Kost, und zwar lebende und tote Tiere verzehrt, so daß man *Haliphus Wehncke* als Allesfresser bezeichnen kann.

Interessant und eigenartig ist die Art und Weise, wie *Haliphus* einen *Spirogyra*-Faden, seine Hauptnahrung, verzehrt. Das Tier beginnt an einer beliebigen Stelle des Fadens, auf die es beim Schwimmen gerade stößt, zu fressen. Meist liegt diese Stelle irgendwo in der Mitte des Fadens und es wird nicht eine Bruchstelle aufgesucht. Das Tier hält sich nun mit seinen Vorder- und Mittelbeinen fest, wobei die Vorderbeine dazu dienen, den Faden in der richtigen Lage zu halten. Nun fassen die Mandibeln zu und pressen den Inhalt der ersten Zelle aus. Schon während dies geschieht, greifen die Maxillen nach vorn und haken sich vermittels ihrer Dornenborsten in den Faden ein. Sobald dann die Mandibeln sich wieder öffnen, ziehen die Maxillen den Algenfaden näher, so daß die nächste Zelle in den Bereich der Mandibeln gerät und ausgepreßt werden kann. Die Mandibeln schließen sich, die Maxillen greifen vor und so weiter. Dieser Vorgang wiederholt sich nun in rascher Folge und bald ist ein beträchtliches Stück des Algenfadens verschwunden. Sieht man jedoch genauer hin, so bemerkt man, daß nicht der ganze Faden verzehrt wird. Es wandert vielmehr der volle Faden unter spitzem Winkel in die Mundöffnung und wird dort nur ausgepreßt. Dann wird er scharf abgelenkt und die leere Membran vermittels einer vorschiebenden Bewegung der Unterlippe wieder ausgestoßen. Diese leere Membran ist bis auf ein größeres Bißloch in jeder Zelle ganz unverletzt, jedoch stark zer-

knittert. Sie füllt sich aber bald wieder mit Wasser und strafft sich so. Nach einiger Zeit sieht man unter dem Tiere den anscheinend unverletzten, jedoch bleichen, weil seines Inhaltes beraubten Algenfaden, der während des Fressens immer an Länge zunimmt, während sich der grüne Faden vor dem Tiere um das entsprechende Stück verkürzt. Der Algenfaden wird weder beim Beginn, noch während oder bei Beendigung des Fressens abgerissen. Man kann also sagen, daß sich der Käfer an dem Algenfaden entlang frißt, wobei er nur den Zellinhalt auspreßt. Hat man in ein gut besetztes Aquarium ein Büschel Algenwatte gegeben, so ist dieses schon nach einigen Stunden ganz bleich, ein Zeichen, daß bereits der Zellinhalt sämtlicher Fäden verzehrt ist.

Es ist nun zu erwarten, daß die Mundwerkzeuge dieser eigenartigen Nahrungsaufnahme entsprechend angepaßt sind. Und tatsächlich besitzen sie einige Eigentümlichkeiten, die erst durch ihre Funktion ganz verständlich werden. Es ist daher notwendig, die einzelnen Teile morphologisch und funktionell zu behandeln.

Nach oben wird der Mund durch den Clypeus und das Labrum abgeschlossen, nach unten durch das Labium oder die Unterlippe, während die Seiten durch die Mandibeln und Maxillen gebildet werden. Der Algenfaden wandert nun in die Öffnung, die einerseits durch Clypeus und Labrum, andererseits durch die Mandibeln und die median einander genäherten Maxillen gebildet wird, während die Unterlippe mit ihm zunächst nicht in Berührung kommt. Clypeus und Labrum stellen dorsal die Führung für den Algenfaden dar, zu welcher Funktion ersterer noch dadurch besonders befähigt ist, daß sein Vorderrand mit einer Reihe von langen, spatelförmigen Borsten besetzt ist. Diese Borsten legen sich dem Algenfaden oben fest an und verhindern so ein Ausgleiten. Gleichzeitig reinigen sie ihn auch von etwa anhaftenden größeren Fremdkörpern, indem sie in dem Maße, wie er dem Munde zuwandert, mit ihren spatelförmigen Enden über ihn hinweggleiten. Auch dürften sie für die Abdichtung der Mundöffnung nach oben nicht unwesentlich sein.

Eigenartig sind die Mandibeln gestaltet (Abb. 7, a). Sie sind nämlich asymmetrisch ausgebildet, indem rechte und linke Mandibel verschieden gebaut sind. Beide stimmen darin überein, daß sie plump und dick sind. Die linke Mandibel ist jedoch in der Spitzenpartie dicker als die rechte. Ihr dorsaler Innenrand ist bis auf die etwas vorspringende Spitze ungezähnt und stark gewölbt, so daß die ganze Mandibel schalenförmig erscheint. Der dorsale Innenrand bricht hinter der Mitte der Mandibellänge plötzlich ab. Es entsteht so ein tiefer Einschnitt, in dem ein kleines Zähnrchen steht. Proximal wölbt sich aus diesem Einschnitt der breite Basalhöcker der Mandibel vor, der an seinem unteren Eck dicht bewimpert ist. Die Unterseite der Mandibel ist am ventralen Rand der schalenförmigen Aushöhlung ungefähr parallel zum dorsalen Innen-

rand von der Spitze bis gegen die Basis mit einem Saum äußerst dicht stehender langer Wimperhaare besetzt. Durch den dorsalen Innenrand der Mandibel und diesen Wimpersaum wird ein flacher Raum begrenzt, der nur nach innen und nach unten offen ist. Die rechte Mandibel weicht insofern von der linken ab, als ihr dorsaler Innenrand nicht so weit gegen die Basis reicht und proximal einen kräftigen Zahn besitzt. Der Basalhöcker ist schmaler und mehr zahnförmig, jedoch sehr schwach chitiniert; er ist an der ganzen Kuppe bewimpert, da ihm die an der linken Mandibel vorhandene obere unbewimperte Partie fehlt. Der ventrale Wimpersaum ist ähnlich ausgebildet wie an der linken Mandibel; er ragt jedoch weiter vor, da der dorsale Innenrand nicht so kräftig ausgebildet ist. Die ganze Mandibel ist in ihrer Spitzenpartie dünner.

Die Mandibeln dienen dazu, aus dem zwischen sie eingeschobenen Algenfaden den Zellinhalt auszupressen. Dieser Funktion sind auch ihre ganzen Einrichtungen angepaßt. Schließen sich die Mandibeln, so schiebt sich die rechte etwas in die linke ein. Die Spitze der Mandibeln und der Zahn der rechten durchdringen die Membran des Algenfadens und pressen gleichzeitig den Inhalt aus, der in die schalenförmige Aushöhlung zwischen dorsalem Innenrand und Wimpersaum gerät. Dadurch, daß sich aber der dorsale Innenrand der linken Mandibel etwas über die rechte geschoben hat, ist ein Entweichen des ausgepreßten Zellinhaltes nach oben unmöglich gemacht. Ebenso kann dieser nicht nach unten fließen, weil dort die beiden genäherten Wimpersäume eine Art Reuse bilden, die bei der weiteren Annäherung der Mandibeln und den dadurch bedingten Druck wohl den wässerigen Zellinhalt nach außen passieren läßt, das zähe Plasma und das Chlorophyll jedoch zurückhält. Diese Substanzen werden so ausgepreßt, verlieren einen großen Teil ihres Wassergehaltes und werden zu einer ziemlich kompakten Masse zusammengeballt. Durch die Bewegung der Mandibeln und mit Hilfe der später zu besprechenden Maxillarborsten wird schließlich dieser Nahrungsballen gegen die Basis der Mandibeln geschoben, wo er zwischen die Basalhöcker gerät und beim nächsten Schließen der Mandibeln durch die gegeneinander gerichteten basalen Wimperbüschel gleichsam in die Mundöffnung gekehrt wird, um endlich verschluckt zu werden. Die Mandibeln pressen also nicht nur den Zellinhalt aus dem Algenfaden, sondern verdichten auch gleichzeitig die so gewonnene Nahrung, indem sie sie teilweise ihres Wassergehaltes berauben. Sie sind für letztere Funktion durch ihren ventralen Wimpersaum, der als Reusenapparat dient, in bester Weise ausgestattet.

Die Maxillen (Abb. 7, b) bestehen aus einem an der Unterseite des Kopfes sehr beweglich eingelenkten Cardo, einem Stipes, der sich in eine kräftige, klauenförmig endigende Innenlade fortsetzt, einer zweigliedrigen Außenlade und einem viergliedrigen Taster. Der Stipes trägt an

seiner Außenseite eine lange Fühlborste. Taster und Außenlade sind reine Tast-, beziehungsweise Geschmacksorgane. Hier interessiert vor allem die Innenlade, die beim Freßakt wichtige Funktionen zu erfüllen hat. Wie schon erwähnt, ist die Innenlade sehr kräftig und endigt in eine scharfe, gekrümmte, klauenförmige Spitze. Außerdem ist ihr ganzer Innenrand mit einer Reihe sehr kräftiger, langer Dornenborsten besetzt. Zwei solche Borsten, die durch ihre Dicke auffallen und etwas kürzer sind als die folgenden, sitzen nahe unter der Spitze der Innenlade. Auf sie



Abb. 7. *a* Rechte und linke Mandibel von *H. Wehncke* GERH. von der Ventralseite. *b* Linke Maxille von der Dorsalseite. *c* Labium von oben.

folgt eine Reihe von 11 sehr dicht stehender Borsten, die gegen die Basis der Innenlade allmählich kürzer und schwächer werden und größere Lücken zwischen sich freilassen. Auf der Dorsalseite befinden sich in der Spitzenpartie knapp neben dem Innenrand noch einige feine lange Wimperhaare, auf die vier stark nach innen gebogene, krallenförmige Borsten folgen. Dies sind die wichtigsten Einrichtungen der Innenlade. Betrachten wir nun ihre Funktion. Die ganze Maxille, die in der Ruhe im Cardio- und Cardio-Stipesgelenk abgelenkt ist, kann durch Streckung dieser Gelenke ziemlich weit vorgestreckt werden. Auf diese Weise greift die Innenlade so weit als möglich nach vorn und hakt sich mit ihrer klauenförmigen Spitze in dem Algenfaden fest. Wie schon gesagt, er-

folgt das Vorstrecken der Maxille in dem Augenblick, während inzwischen die Mandibeln geschlossen sind und eine Zelle des Fadens auspressen. Sobald sich dann die Mandibeln öffnen und so den Algenfaden loslassen, werden die Maxillen wieder zurückgezogen, indem sich ihre Gelenke abbiegen. Da sie jedoch den Algenfaden festhalten, wird auch dieser mit herangezogen, so daß die nächste Zelle des Fadens in den Bereich der Mandibeln gerät. Gleichzeitig streichen beim Zurückziehen der Maxillen auch die langen Borsten der Innenlade über den Wimpersaum der Mandibeln und kehren so den schon ausgepreßten Nahrungsballen gegen den Basalhöcker der letzteren, wo er, wie schon besprochen, beim abermaligen Schließen der Mandibeln in die Mundöffnung befördert wird. Es wird dabei auch die schon entleerte Membran nach hinten geschoben. Der Borstenkamm der Innenlade bildet aber auch vermöge seiner Dichte einen Abschluß der Mundöffnung nach unten.

Der ausgepreßte Faden, der nun nur mehr aus der leeren, stark zerknüllten Membran besteht — geringe Reste des Zellinhaltes finden sich allerdings meist noch immer darin —, wandert nicht in die Mundöffnung, sondern wird vor ihrem Eingang durch einen vom Clypeus nach unten ragenden Zapfen aufgehalten und rückläufig abgeknickt. Er tritt zwischen den Basalteilen der beiden Maxillen hindurch und kommt so auf die Unterlippe zu liegen. Diese (Abb. 7, c) besteht aus einer queren, polsterartigen Platte und einem dreigliedrigen Tasterpaar. Die Platte der Unterlippe besitzt an der Basis jederseits ein Büschel feiner Wimperhaare, die ebenfalls noch dem Abschluß der Mundpartie dienen. Ferner ist sie jederseits auf den Seitenlappen mit drei ziemlich kräftigen Borsten besetzt, die nach vorn und innen gerichtet sind, und trägt am Vorderande und in der Mitte eine Anzahl distal gerichteter Zäpfchenborsten. Die ganze Unterlippe kann vermöge ihrer dehnbaren Gelenkhäute ziemlich weit vorgestreckt werden. Durch diese vorschiebende Bewegung, die nach dem Öffnen der Mandibeln gleichzeitig mit dem Zurückziehen der Maxillen erfolgt, wird der auf der Unterlippe ruhende Algenfaden, besser gesagt die Membran des Fadens, nach außen befördert. Er muß diese Bewegung der Unterlippe mitmachen, da er durch die nach außen gerichteten Borsten und Zäpfchen des Lippenpolsters gehalten und geschoben wird. Beim Zurückziehen der Unterlippe bleibt er außerhalb des Mundes, weil nun diese Borsten widerstandslos an ihm entlang gleiten. Auf diese Weise wird durch die Unterlippe die für den Käfer unbrauchbare, weil nicht verdauliche Membran des Algenfadens entfernt. — Wir haben also in den Mundwerkzeugen von *Haliplus* eine ziemlich kompliziert gestaltete und sehr präzise arbeitende Maschinerie vor uns, in der jedes morphologische Detail seine funktionelle Bedeutung hat.

Die Menge der aufgenommenen Nahrung ist beträchtlich und dürfte im Laufe eines Tages fast das Körpergewicht des Tieres erreichen. Die

Verdauung erfolgt ziemlich rasch, da die Nahrung ja nur wenig unbrauchbare Stoffe enthält. Die Exkremente werden in Form von kurzen, etwas gebogenen Würstchen von gelbbrauner bis graubrauner Farbe entleert. Der Darmkanal weist große Ähnlichkeiten mit dem der Dytisciden auf. Es ist dies nicht verwunderlich, da ja neben der pflanzlichen auch reichlich animalische Nahrung aufgenommen wird.

7. Die Kopula.

BLUNCK (2) gibt als Fortpflanzungszeit der Halipliden den Frühling an, MATHESON (11) den Anfang des Monats Mai und FALKENSTRÖM (8) sagt, daß die Eier zu verschiedenen Zeiten während des Sommers abgelegt werden. Nach meinen Beobachtungen schreitet wenigstens *Halipplus Wehnckeii* jedoch auch ganz normalerweise im Hochsommer zur Fortpflanzung, und zwar konnte ich im August eine große Anzahl begattungslustiger Pärchen erhalten. Es scheint sich demnach dieser Käfer ähnlich wie einige Dytisciden den ganzen Sommer über dem Fortpflanzungsgeschäft zu widmen. Bei anderen *Halipplus*-Arten konnte ich dies allerdings nicht beobachten, so daß sich die folgenden Ausführungen nur auf *H. Wehnckeii* beziehen. Demnach sind auch die Angaben der genannten Autoren, daß nur eine Generation im Jahre zur Entwicklung gelangt, nicht für alle Arten zutreffend. Man muß vielmehr wenigstens für *H. Wehnckeii* zumindest zwei Generationen annehmen.

Die Käfer schreiten auch in ganz kleinen Aquarien leicht zur Fortpflanzung, wenn ihnen nur annähernd natürliche Bedingungen geboten werden und sie sich etwas eingewöhnt haben, was schon nach 1—2 Tagen der Fall ist. Isoliert man ein begattungslustiges Pärchen, so kann man dann den ganzen Vorgang in der Küvette gut beobachten.

Die Kopula ist zwar im allgemeinen nicht an eine bestimmte Tageszeit gebunden, erfolgt jedoch vorwiegend in den zeitlichen Vormittagsstunden zwischen 7—10 Uhr, um dann während der heißen Mittagszeit fast gänzlich eingestellt zu werden. Erst gegen Abend zeigen sich die Tiere dann wieder reger und besonders lebhaft nach dem Einschalten des künstlichen Lichtes, dann allerdings nur für kurze Zeit, etwa zwischen 9 und 10 Uhr. Es scheint demnach die Wassertemperatur der ausschlaggebende Faktor zu sein. Wird diese zu hoch, so zeigen sich die Tiere zur Kopula unlustig.

Eine ausgesprochene Jagd des Männchens nach dem Weibchen erfolgt nicht. Vielmehr klettert das Männchen zunächst auf den Wasserpflanzen umher. Kommt es dabei zufällig in die Nähe eines Weibchens, so stutzt es einen Augenblick, um sich dann sehr rasch auf dieses zu stürzen. Entwischt es ihm, so wird es gewöhnlich nicht weiter verfolgt und erst beim nächsten zufälligen Zusammentreffen wieder überfallen. Rein zufällig ist auch das Zusammentreffen beim Schwimmen, wo das

Weibchen ebenfalls erst aus nächster Nähe durch einen plötzlichen Überfall, der mit großer Geschwindigkeit ausgeführt wird, überrumpelt wird. Entwischt es, so wird es auch in diesem Falle nicht weiter verfolgt. Meist gelingt es jedoch dem Männchen gleich, sich am Weibchen festzuhalten. Es verfährt dabei auf diese Weise, daß es sich auf den Rücken des Weibchens setzt und sich mit den Vorderbeinen an der Basis der seitlichen, scharf eingerissenen Halsschildstrichel, mit den Mittelbeinen dagegen an den Epipleuren der Flügeldecken, und zwar hinter deren Mitte anklammert. Die Hinterbeine werden nicht zum Festhalten des Weibchens benützt, sondern ragen frei nach hinten und führen zeitweise, wenn die Tiere länger unter Wasser bleiben, die gewissen Strudelbewegungen aus. Die Vorder- und Mittelbeine des Männchens sind als Klammerbeine dadurch besonders ausgestattet, daß die Unterseite ihrer Tarsen mit einer borstenartigen Sohle bekleidet ist, wodurch sie sich besser an die Unterlage anschmiegen können.

Sobald sich das Männchen am Weibchen angeklammert hat, wird ein kurzes, eigenartiges Geräusch hörbar. Es ist, wie später dargelegt werden soll, ein Stridulationsgeräusch, welches zweifellos den Zweck hat, das Weibchen zur Begattung zu reizen. Dabei braucht man nicht anzunehmen, daß das Weibchen dieses Geräusch auch „hört“, welche Annahme dadurch erschwert würde, daß kein Tympanalorgan aufzufinden ist. Es ist vielmehr die Annahme weit näherliegend, daß sich die Schwingungen, die uns als Geräusch hörbar werden, direkt von Körper zu Körper fortpflanzen, indem ja die Bauchseite des das Geräusch erzeugenden Männchens auf dem Rücken des Weibchens aufliegt. Dazu kommt noch der Umstand, daß die dorsale Luftkammer des Männchens als Schallverstärker, als Resonanzapparat wirkt, was auch für die direkte Schwingungsübertragung von Vorteil sein muß. Ebenso bildet auch die dorsale Luftkammer des Weibchens einen Resonanzboden und kann so die aufgenommenen Schwingungen verstärken. Das Weibchen würde also das Geräusch nicht „hören“, sondern gleichsam „fühlen“ was ja für die Wirkung gleichgültig wäre. Dieses Geräusch, welches wie ein kurzes zirpendes Kratzen klingt, wird ein- bis viermal unmittelbar hintereinander erzeugt und in kurzen Pausen öfters wiederholt, wobei man deutlich beobachten kann, wie sich die Spitze des männlichen Abdomens vorstreckt und gleichzeitig etwas senkt. Auch werden beim Erzeugen des Stridulationsgeräusches vom Männchen heftige Bewegungen der Hinterbeine ausgeführt. Diese werden nämlich so weit als möglich angezogen, bis die Femora in die Falte der Coxalplatte zu liegen kommen, worauf dann die Tibien in rascher Folge sehr kräftig und abwechselnd schlagen. Dadurch wird ein seitliches Vibrieren des ganzen Tieres, besonders des Abdomens erzeugt, welches sich auch dem Weibchen mitteilt. Auch dies wird wohl als Reizmittel zu deuten sein. Nach öfterem Wieder-

holen des Stridulationsgeräusches und dieses Vibrierens — die Anzahl der Wiederholungen ist fallweise ganz verschieden — öffnet nämlich das Weibchen seinen Legeapparat und zeigt sich so zur Begattung bereit. Sofort stülpt auch das Männchen seinen Kopulationsapparat vor und führt den Penis von rechts oben in die Geschlechtsorgane des Weibchens ein, womit die eigentliche Kopula beginnt. Die Dauer derselben ist verschieden lang, erstreckt sich aber meist nur über 2—5 Minuten. Manchmal währt sie jedoch auch länger; so konnte ich ein Pärchen einmal über eine halbe Stunde in Kopula beobachten. Während der Kopula verhält sich das Weibchen meist ruhig, klettert jedoch auch öfters an den Wasserpflanzen umher, wobei in seltenen Fällen auch Nahrung aufgenommen wird. Zuweilen erfolgt die Kopula auch schwimmend. Das Männchen wird bei Ortsveränderungen des Weibchens meist passiv mitgetragen und macht nur mit den Hinterbeinen Schwimmbewegungen, wohl um beide Tiere im Gleichgewicht zu erhalten. Luftaufnahme während der Kopula konnte ich öfters beobachten, jedoch gelangt meist nur das Männchen, selten auch das Weibchen an die Oberfläche.

Nach der Kopula verläßt das Männchen nicht sofort das Weibchen, sondern bleibt noch geraume Zeit auf ihm sitzen. Es wird dabei auch noch hie und da das Stridulationsgeräusch wiederholt, jedoch nur ganz schwach und je einmal, sowie in großen Pausen. Man hat den Eindruck einer langsam abklingenden Erregung.

Die Kopula wird nicht nur einmal vollzogen, sondern kann sich auch im Laufe eines Tages öfters wiederholen. Es kommt vor, daß ein Pärchen jede viertel oder halbe Stunde kopuliert, und zwar fünf- bis sechsmal oder noch öfter hintereinander. Auch ist die Dauer der Begattungsfähigkeit bei beiden Geschlechtern durchaus nicht eng begrenzt. So hatte ich einige Pärchen durch 4 Wochen isoliert, während welcher Zeit die Kopula jeden Tag zu wiederholten Malen vollzogen wurde. Ja sogar als das Weibchen schon längere Zeit hindurch Eier legte, zeigte es sich dem Werben des Männchens nicht abgeneigt. Es ging Eiablage und erneute Kopula durch mehr als 3 Wochen nebeneinander vor sich. Ob dies auch in der freien Natur der Fall ist oder nur durch die Isolierung eines Pärchens in engem Raum bedingt wurde, bleibt natürlich dahingestellt. Jedenfalls wird sich aber wenigstens das Männchen auch in der Freiheit nicht anders verhalten. Überhaupt scheint der Begattungstrieb des Männchens sehr stark zu sein. War nämlich von einem isolierten Pärchen das Weibchen eingegangen, so konnte ich öfters beobachten, wie das Männchen auch noch das tote Weibchen durch Stridulationstöne zur Kopula zu reizen versuchte. Allerdings sah es in diesem Falle bald das Vergebliche seines Bemühens ein und ließ den Kadaver wieder fallen, um jedoch bald darauf das Spiel von neuem zu beginnen.

8. Das Stridulationsorgan.

Bei den Halipliden war bisher ein Stridulationsorgan unbekannt und es findet sich in der Literatur auch nirgends eine Angabe über ein Stridulationsgeräusch. Wohl glaubte REEKER (13) bei einer großen Anzahl von Dytisciden und auch bei Halipliden ein Stridulationsorgan gefunden zu haben und beschreibt dieses sehr genau. Es wird nach ihm angeblich durch die Costalader der häutigen Flügel, die an einer gewissen Stelle mit Rillen versehen ist, und einer parallel dem Seitenrande der Elytren verlaufenden Reibleiste gebildet. Er gibt die Anzahl der Querrillen an der Costalader, und zwar an ihrem geraden und gebogenen Schenkel für *Haliphus fulvus* F. mit durchschnittlich 105, bzw. 40, für *H. variegatus* STURM. mit 112 (29), *H. fluvialis* AUBÉ 91 (27) und für *H. ruficollis* DE GEER mit 95 (23) an. Die Reibleiste beschreibt er auf S. 112 folgendermaßen: „Dieselbe begleitet in einigem Abstände den Außenrand (der Elytren) in seinen unteren zwei Dritteln. Dabei zeigt sie aber unterhalb ihrer Mitte, indem sie zugleich eine Erhöhung bildet, eine Ausbuchtung, wie die von LANDOIS entdeckte Reibkante von *Pelobius*. Infolgedessen bietet sie, da dieser gebogene Teil steil nach der Außenseite, allmählich hingegen nach der Innenseite abfällt, in dieser Partie eine auffallende Ähnlichkeit mit *Pelobius*.“ Ein Stridulationsgeräusch wurde von REEKER anscheinend nicht beobachtet.

Nun hat aber eine Anzahl anderer Autoren und vor allem DUDICH (7) nachgewiesen, daß die von REEKER beschriebenen Bildungen nicht als Stridulationsorgane gewertet werden können und die Querrillen der Costa nicht imstande sind, irgendwelche Töne zu erzeugen. Er sagt darüber auf S. 145: „Bei einigen Käfern wurde ein Stridulationsorgan beschrieben (Org. strid. ala-elytrale), bei dem die Pars stridens auf der Randader (Costa) der Flügel durch grobe Querrillen gebildet wäre. Soweit meine eigenen Erfahrungen und literarischen Kenntnisse diese Frage beurteilen lassen, sind sämtliche solche Gebilde gar keine Stridulationsorgane, sondern die Beobachter wurden durch die Pars stridens-artige Chitinskulptur getäuscht und sie haben ihre morphologischen Feststellungen durch Versuche nicht kontrolliert. Dies gilt für das angebliche Org. strid. ala-elytrale von *Hygrobia* und den Dytisciden (er meint dabei auch die Halipliden) . . .“ Und weiter (S. 148—149) begründet er diese seine Ansicht genauer: „Ob die quengerillte Costa der Flügel eine Pars stridens ist? Meiner Überzeugung nach nicht. Ich kann aus der Literatur und aus meinen Erfahrungen dagegen die folgenden Beweise aufführen: 1. Im allgemeinen steht der Satz, daß diese Rillen bei schnellfliegenden und schwerkörperigen Käfern zur Festigung des Flügels dienen (SCHULZE) . . . 2. Was das Org. strid. ala-elytrale anbelangt: Das Elytrale plectrum liegt überhaupt nicht in dem Bereiche der angeblichen Pars stridens; der eingefaltete Flügelteil läge zwischen den beiden Komponenten (HAND-

LIRSCH); bei geschlossenen Flügeldecken ist irgendeine Reibung zwischen den Flügeln und den Elytren aus anatomischen Gründen ausgeschlossen (BLUNCK); das Öffnen und Schließen der Flügeldecken geschieht so langsam und schwerfällig, daß eine Stridulation, die eine rapide und energische Bewegung fordert, nicht zustande kommen kann; eine Stridulation während des Fluges wäre meiner Ansicht nach ganz zwecklos und wegen des überwältigenden Flugtones wahrscheinlich auch gar nicht zu beobachten. — Aus diesen Gründen halte ich sämtliche Stridulations-

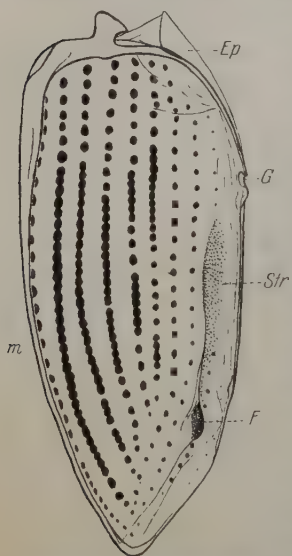


Abb. 8. Linke Elytre von *H. Wehnckei* GERH. ♂ von innen (unten) gesehen. *m* = Nahtlinie, *Ep* = Epipleuren, *G* = Gelenkungsstelle der Coxalplatten, *Str* = Stridulationsorgan (Pars stridens), *F* = Verschlufsfältchen.

organe, bei denen die Pars stridens durch die Querrillen der Costa gebildet würde, für keine Stridulationsorgane, sondern nur für Mißdeutungen ähnlicher Gebilde. Die Töne stammen bei den genannten Käfern entweder von einem wohlentwickelten Stridulationsorgan von anderem Typus oder von einem noch näher nicht bekannten Stridulationsorgan. Endlich ist es auch möglich, daß es sich überhaupt nicht um eine Stridulation handelt, wie das knipsende Geräusch von *Dytiscus*.“ — Zu demselben Resultate kommt auch SCHULZE (17), wenn er sagt, daß man die gerillte Costalader prinzipiell nicht als Stridulationsorgan ansehen könne.

Andere Angaben über ein Stridulationsorgan bei Halipliden finden sich in der Literatur nicht. Demnach war ich sehr überrascht, als ich bei der Kopula von *H. Wehnckei* ein ziemlich lautes Zirpgeräusch vernahm, und konnte dieses durch längere Zeit nicht deuten. Auf der Suche nach dem Ursprung dieses Geräusches fand sich jedoch dann beim Männchen ein ausgesprochenes Stridulationsorgan, welches durch eine bestimmte Partie der

Flügeldecken und den Seitenteilen des Abdomens gebildet wird. Seiner Lage nach wäre es nach DUDICH (6) also als Org. strid. elythro-ventrale zu bezeichnen, und zwar ist es ein inverses Stridulationsorgan.

Die Pars stridens dieses Organes befindet sich an der Unterseite der Elytren, nahe ihrem Außenrand (Abb. 8, *Str*). Sie besteht aus einem schwach erhabenen Längswulst, der sich von der Einlenkungsstelle der Coxalplatten bis zum Verschlufsfältchen vor der Elytrenspitze hinzieht. Die ganze Oberfläche dieses Wulstes ist mit feinen, stumpfen Chitinzähnen besetzt, die besonders in der vorderen Partie, im Hauptteil der Pars stridens, ziemlich kräftig sind (Abb. 9). Diese Zähnnchen sind jedoch nicht regellos verstreut, sondern sie stehen in ziemlich regel-

mäßigen Schrägreihen, die nach außen schwach strahlenförmig divergieren. Jede Reihe setzt sich aus durchschnittlich 12—16 Zähnchen zusammen. An der Pars stridens sind diese Zähnchen mit ihren Spitzen proximalwärts gerichtet, sehen also gegen die Basis der Elytren zu. Ihre Größe beträgt 4—6 μ . — Das Organ würde also nach DUDICH als Pars stridens denticulata zu bezeichnen sein.

Das Plectrum befindet sich an den Seiten des Abdomens, und zwar liegt es in der Pleurfalte. Diese ist nach außen durch eine Chitinleiste verstärkt, die sich vom zweiten bis zum Ende des vierten Tergites

erstreckt. Innen von dieser Leiste gegen die Tergite zu ist die Pleuralhaut in ihrer ganzen Ausdehnung vom zweiten bis zum vierten Tergit dicht mit kleinen Zähnchen besetzt, die ebenfalls in Schrägreihen stehen (Abb. 10). Die Zähnchen sind stumpf und bedeutend kleiner als die der Pars stridens, nämlich durchschnittlich nur 3 μ groß. Sie sind mit ihren Spitzen gegen das Ende des Abdomens zu gerichtet. — Nach der Terminologie DUDICHs würde es sich also um ein Plectrum denticulatum handeln.

In der Ruhe liegt der Wulst der Elytren, welcher die Pars stridens trägt, in der Pleurfalte und bildet so den seitlichen Abschluß der dor-

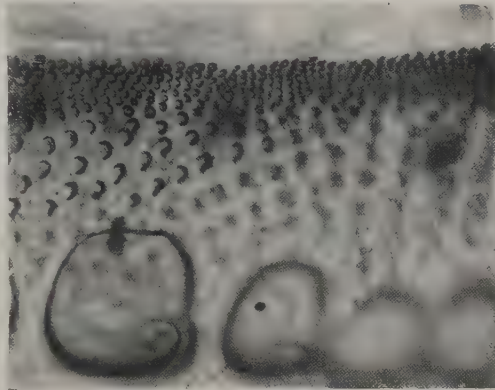


Abb. 9. Teil der Pars stridens der Elytre eines Männchens von *H. Wehnkei* GERH. Vergr. 330 $\times$.

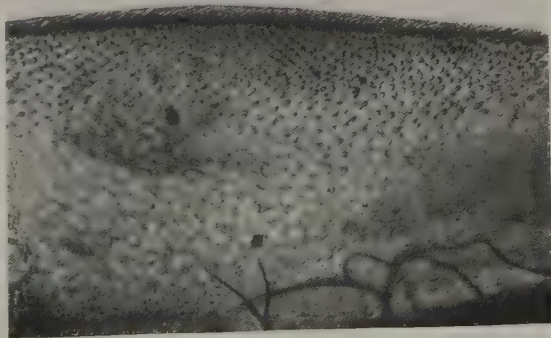


Abb. 10. Teil des Plectrums der Pleurfalte von *H. Wehnkei* GERH. Vergr. 330 $\times$.

salen Luftkammer, indem diese beiden Faltenbildungen sich ineinander verfalzen. Die Zähnchen der Pars stridens und des Plectrums sind mit ihren Spitzen gegeneinander gekehrt. Wird nun das Stridulationsgeräusch erzeugt, so streckt sich das Abdomen, indem es nach hinten

vorgestreckt wird und sich gleichzeitig stark nach unten abbiegt. (Die das Stridulationsgeräusch begleitenden heftigen Bewegungen der Beine wurden bereits besprochen.) Auf diese Weise wird eine besonders starke Bewegung der dorsalen Partien des Abdomens erzielt. Da jedoch die Elytren dabei in Ruhe bleiben, gleitet die Pleuralfalte mit ihren Zähnen an der Pars stridens entlang, wobei die mit ihren Spitzen gegeneinander gekehrten Zähnnchen der Pars stridens und des Plectrums sich reiben und so ein Geräusch erzeugen. Beim Zurückziehen des Abdomens in die normale Lage wird kein Ton hörbar, da dann die Zähnnchen widerstandslos aneinander vorbeigleiten. Die Dauer des so erzeugten Geräusches beträgt etwa $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$ Sekunde, die Zeit, die das Abdomen zum Strecken braucht. Es wird in rascher Folge bis zu viermal wiederholt. Dann tritt gewöhnlich eine Pause ein, worauf wieder mit der Stridulation begonnen wird. Das Geräusch klingt wie ein zirpendes Kratzen, etwa so als wenn man mit dem Fingernagel über die Zähne eines weichen Kammes streicht, wobei man allerdings berücksichtigen muß, daß es im Wasser erzeugt wird und daher gedämpft und stark verändert von uns wahrgenommen wird. Am Lande erzeugt, würde es sicher bedeutend heller klingen. Die Lautstärke ist ziemlich beträchtlich; denn das Stridulationsgeräusch ist noch auf vier bis fünf Schritte Entfernung deutlich wahrnehmbar.

Wie schon gesagt, wird das Stridulationsgeräusch nur während der Begattung erzeugt, und zwar nur vom Männchen, offenbar als Reizmittel für das Weibchen zur eigentlichen Kopula. Obwohl auch das Weibchen ein, wenn auch nicht so gut ausgebildetes Stridulationsorgan besitzt, konnte ich nie feststellen, daß es jemals irgendwelche Töne erzeugt. — Über die Frage, ob und wie das Weibchen dieses Stridulationsgeräusch hört, wurde schon früher gesprochen. Wir kamen zu der Annahme, daß das Geräusch vom Weibchen wohl nicht „gehört“, jedoch „gefühl“ wird, und daß dabei die dorsale Luftkammer beider Tiere als Resonanzapparat eine Rolle spielen dürfte. Die Schwingungen der Töne würden sich demnach mit Hilfe des Wassers oder auch direkt von Körper zu Körper übertragen, was dadurch erleichtert würde, daß ja die Bauchseite des Männchens und besonders seine Coxalplatten unmittelbar auf den Elytren des Weibchens aufliegen. Außerdem sind die Coxalplatten als frei nach hinten ragende dünne Plättchen zur Schwingungsübertragung besonders geeignet. — Ein Tympanalorgan oder eine ähnliche Bildung konnte beim Weibchen nicht aufgefunden werden.

Soll nun auch noch die Frage nach der mutmaßlichen Entstehung des Stridulationsapparates aufgeworfen werden, so ist diese dahin zu beantworten, daß er wahrscheinlich aus einem Verschlußapparat der dorsalen Luftkammer hervorgegangen ist und als solcher auch jetzt noch bei beiden Geschlechtern funktioniert. Die Elytren und die Seiten des Ab-

domens verfalzen sich nämlich durch je eine Faltenbildung. Zur besseren Abdichtung sind die sich berührenden Stellen mit einem feinen Haarfilz bekleidet, der sich ja am Abdomen, wie beschrieben, an verschiedenen anderen Stellen und so auch noch neben dem Plectrum findet. Aus diesen Härchen können durch Umbildung die Zähnnchen hervorgegangen sein, die ja als solche durch ihre dichte Stellung und ihr Ineinandergreifen auch als Abdichtung wirken. Erst sekundär werden sie dann wohl auch als Stridulationsorgan Verwendung gefunden haben. Diese Annahme würde die Entstehung des Plectrums erklären. Bei der *Pars stridens* an den Elytren muß man dagegen von vornherein das Vorhandensein der Zähnnchen annehmen, die jedoch ursprünglich wohl auch nur als Dichtung gewirkt haben.

9. Die Eiablage.

Schon wenige Tage nach der ersten Kopula schreitet das Weibchen zur Eiablage. Es bevorzugt zu diesem Geschäft die Abendstunden, wenn sich die Sonne zum Untergange neigt oder gerade untergegangen ist, also in der ersten Hälfte August etwa die Zeit zwischen 6 und 7 Uhr, dann etwas früher. Aber auch in den zeitlichen Vormittagsstunden kann die Eiablage stattfinden und während der regsten Legezeit auch tagsüber. Sie wird jedoch nur am Abend mit besonderem Eifer und durch längere Zeit hindurch gepflogen. Ich konnte sie vom 4. August bis zum Ende des Monats, als ich meine Untersuchungen einstellte, fast täglich beobachten.

Die Eiablage ist, wie auch MATHESON (11) und BLUNCK (2) angeben, endophytisch, das heißt, sie erfolgt in das Pflanzengewebe hinein, ähnlich wie bei den Dytisciden. Dies ist daraus erklärlich, daß die Eier, würden sie ohne weiteres ins Wasser abgelegt werden, im sauerstoffarmen Schlamm zugrunde gehen müßten. Es hat sich daher bei allen im Wasser lebenden Coleopteren eine besondere Form der Eiablage herausgebildet, indem diese in Pflanzenstengel (Halipliden, Dytisciden) oder in eigene schwimmende Wiegen (einige Hydrophiliden) erfolgt. Möglicherweise können in ersterem Falle die Eier auch Sauerstoff aus dem Pflanzengewebe entnehmen. Auch FALKENSTRÖM (8) beobachtete die Eiablage in und an Algen (*Cladophora*, *Enteromorpha*).

Haliphus Wehncke bevorzugt zur Eiablage die Stengel von *Elodea*, deren fleischiges, poröses Gewebe ihm besonders zuzusagen scheint. Seltener wird dazu auch *Myriophyllum* benützt und nie konnte ich die Eiablage in Algen beobachten. Das trächtige Weibchen sucht zunächst eine für das Deponieren der Eier geeignete Stelle, indem es an den Wasserpflanzen unruhig auf und abklettert. Hat es eine günstige Stelle, etwa eine Stengelverletzung oder die Schnittfläche an einem *Elodea*-Trieb — letztere wird besonders bevorzugt und unverletzte Stellen anscheinend nie angegriffen — gefunden, so wird diese zunächst mit den Mandibeln bearbeitet. Das Tier vergrößert auf diese Weise die Verletzung des

Stengels und gelangt durch das Zerbeißen der oberen Schichten zu tieferen Zelllagen. Ist dies erreicht, so läuft das Weibchen über die von ihm präparierte Stelle hinweg, bis es diese mit der Spitze seines Hinterleibes berührt. Dann wird der Legeapparat weit vorgestreckt und tief in das Pflanzengewebe eingeführt, worauf ein Ei abgelegt wird. Das Einführen des Legeapparates ist oft mit einigen Schwierigkeiten verbunden, da nicht immer sofort die richtige Stelle gefunden wird und die Oberfläche des Stengels mit ihm erst abgetastet werden muß. Selbsttätig kann sich der Legeapparat nicht in das Gewebe einbohren, da er ja ganz weichhäutig und nur an der Spitze etwas chitinisiert ist. Die Spitzenpartie wird nämlich seitlich durch zwei flügelartige Chitinbildungen überragt,

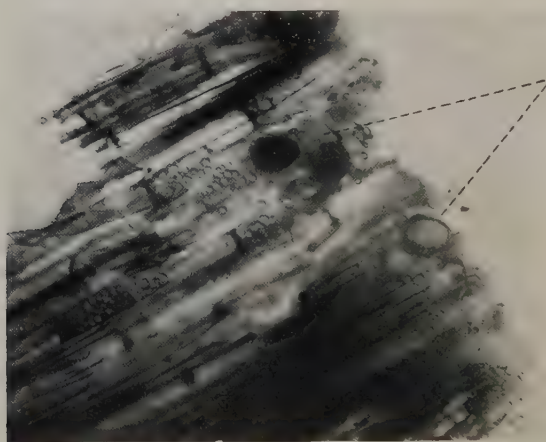


Abb. 11. Eier von *H. Wehncke* GERH. im Elodeagewebe. Einige Pflanzenzellen sind dicht mit Stärkekörnern erfüllt. E = Eier. Vergr. 25 $\times$.

die einige kurze Borsten, wahrscheinlich Tastborsten, tragen, ventral durch zwei Chitinspangen, welche zwischen sich ein Häutchen ausspannen. Dieses ganze Gebilde, welches proximal mit dem Körper durch einen weichhäutigen Schlauch in Verbindung steht, wird durch zwei Chitinstäbe, die durch den Schlauch verlaufen,

im ausgestülpten Zustande gestützt. — Das Weibchen obliegt dem Geschäfte der Eiablage oft über 1 Stunde hindurch ununterbrochen, wobei immer neue Stellen der Pflanze aufgesucht werden und diese dadurch schließlich an verschiedenen Punkten belegt ist.

Die Eier liegen meist einzeln, seltener zu zweien zwischen den langen *Elodea*-Zellen (Abb. 11) und nicht, wie MATHESON (11), S. 186 angibt, in den hohlen Zellen selbst. Sie sind ziemlich kurz oval, etwa 0,24 bis 0,28 mm lang — durch Quellen im Wasser erreichen sie auch eine Größe bis 0,35 mm — und von einer dünnen, ziemlich weit abstehenden Hülle umgeben. Ihre Farbe ist milchigweiß und die Oberfläche zeigt auch bei stärkerer Vergrößerung keine auffallende Skulptur. — Die Entwicklungsdauer der Eier, während welcher sie im Pflanzengewebe eingebettet bleiben, beträgt 14—16 Tage. Nach dieser Zeit schlüpfen die jungen Larven. Den Schlüpfakt selbst konnte ich leider nicht beobachten.

10. Die Larve.

Von einigen *Haliplus*-Arten sind bereits die Larven bekannt, so von *H. confinis* STEPH., *H. ruficollis* DE GEER, *H. obliquus* F., *H. lineatocollis* MARSH., *H. guttatus* AUBÉ, *H. variegatus* STURM., *H. fulvus* F. und *H. flavicollis* STURM. Sie wurden teils von SCHIÖDTE (16), teils von BERTRAND (1) beschrieben. Ferner beschrieb FALKENSTRÖM (8) die Larve von *H. immaculatus* GERH. und GERNET (10) eine *Haliplus*-Larve, die wahrscheinlich der Art *fluviatilis* AUBÉ oder *lineolatus* MANNH. angehören dürfte, doch sind GERNETS Angaben gänzlich unzureichend. Die Larve unseres Untersuchungsobjektes wurde bisher noch nicht bekannt gemacht und soll daher hier kurz beschrieben werden.

Junge Larve.

Die frisch aus dem Ei geschlüpfte Larve von *H. Wehncke* GERH. (Abb. 12) erreicht durch Streckung und wahrscheinlich auch durch reichliche Wasseraufnahme bald eine Größe von 2,30 mm. Sie ist in diesem Stadium hellgrau mit schwach bräunlichen Tergiten und farblosen Beinen, Fühlern und Cercoiden; ihr langgestreckter Körper ist fast durchsichtig.

Der Kopf (Abb. 13) ist breiter als lang, an den Seiten schwach gerundet. Er trägt knapp hinter den Fühlern jederseits sechs rundliche Ocellen, von denen vier dorsal, zwei ventral liegen. Die dorsalen Exuvialsuturen des Kopfes beginnen jederseits an der Antennenbasis, ziehen im Bogen gegen den innersten dorsalen Ocellus, knicken dort winklig nach innen ab und verlaufen dann verkehrt S-förmig nach hinten. Sie vereinigen sich nicht vor dem Hinterrande des Kopfes. Es ist also der Epikranialstamm gänzlich reduziert, was man als ein Zeichen hoher Spezialisierung ansehen kann. Der Basalteil des Kopfes ist deutlich punktiert. Frons und Clypeus sind miteinander verwachsen. Der Vorderrand des letzteren ist in der Mitte breit bogenförmig vorgezogen und setzt sich schwach winklig von den flachen seitlichen Antennenlappen ab.

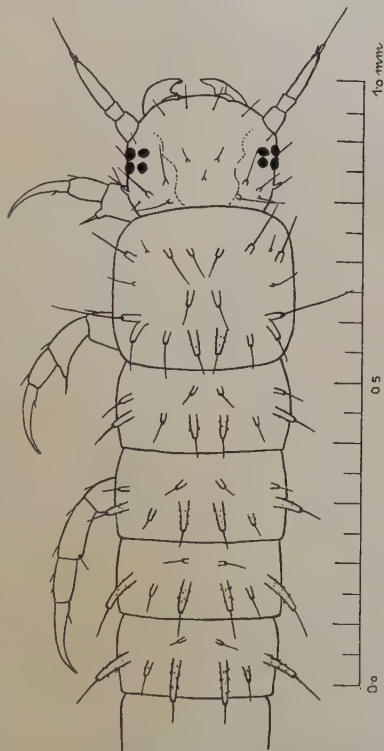


Abb. 12. Vorderkörper einer frisch geschlüpften Larve von *Haliplus Wehncke* GERH.

Hinter dem Vorderrande stehen in einer Querreihe vier kräftige Borsten. Diese und eine kleinere Borste zwischen Antennen und Ocellen sind normal inseriert, während alle anderen Borsten der Kopfoberseite auf mehr oder weniger langen, schlauchförmigen Sockeln sitzen. Drei kleinere borstentragende Schläuche befinden sich auf der Frons, drei größere und ein kleiner auf der dorsalen Schläfengegend und ein besonders langer Schlauch mit einer kräftigen Borste sitzt am Seitenrande hinter den Ocellen.

Die viergliedrigen Antennen sind relativ lang und dick. Ihr erstes Glied ist sockelförmig, so lang als breit, das zweite etwas schmaler, jedoch

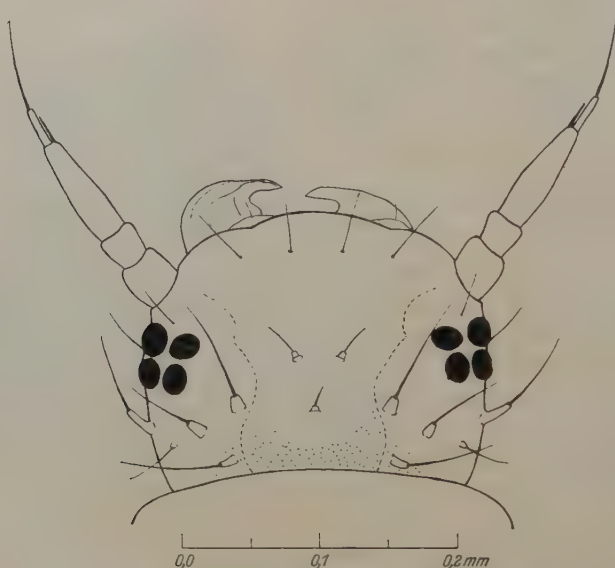


Abb. 13. Kopf der jungen Larve von *H. Wehnkei* GERH.

auch nicht länger als dick, und gegen die Basis schwach konisch verengt. Das dritte Glied ist spindelförmig, dreieinhalbmal so lang als dick; es trägt innen an der Spitze ein borstenförmiges Ergänzungsglied. Das vierte Glied ist zylindrisch und dünn, etwa sechsmal so lang als dick, so lang wie das zweite und ein Drittel so lang als das dritte Glied, an seiner Spitze befindet sich eine lange, kräftige Borste.

Die Mundwerkzeuge setzen sich aus kräftigen, von einem Saugkanal durchbohrten Mandibeln, plumpen Maxillen und einem kleinen Labium mit kurzen, zweigliedrigen Tastern zusammen.

Das erste Thorakalsegment ist kaum merklich breiter als lang, viereckig, mit breit abgerundeten Vorder- und Hinterecken. Das Tergit besitzt drei Querreihen borstentragender Schläuche. Die erste Reihe setzt

sich aus jederseits vier solcher Schläuche zusammen, indem ein größerer nahe dem Seitenrande hinter den Vorderecken steht, ein kleinerer weiter medianwärts und wieder zwei größere nahe der Mittellinie sich befinden. Die mittlere Reihe besteht nur aus jederseits zwei Schläuchen, von denen ein kleiner nahe dem Seitenrande und ein größerer an der Medianlinie steht. Die hintere Reihe endlich hat am Seitenrand nahe den Hinterecken einen aus gemeinsamer Basis entspringenden Doppelschlauch, dessen vorderer Teil eine lange, der hintere aber eine kurze Borste trägt. Weiter medianwärts folgt ein kleiner und an der Mittellinie wieder ein größerer Schlauch.

Zweites und drittes Thorakalsegment sind übereinstimmend gebaut. Sie sind stark quer, etwa doppelt so breit als lang und besitzen nur zwei Querreihen von borstentragenden Schläuchen. Die erste Reihe besteht aus zwei Schläuchen, von denen einer nahe dem Seitenrand und einer an der Medianlinie steht, die zweite aus jederseits drei, nämlich zwei größeren am Seitenrand und neben der Mitte und einem kleinen zwischen diesen. Die großen Schläuche sind mit äußerst feinen Börstchen besetzt.

Vorder- und Mittelbeine (Abb. 14) sind ähnlich gestaltet. Coxa und Femur sind von annähernd gleicher Länge, letzteres trägt distal zwei Borsten. Die Tibia ist deutlich kürzer als das Femur und innen distal in zwei mit Stacheln bewehrte schlauchartige Fortsätze ausgezogen. Der eingliedrige Tarsus ist fast faßförmig, etwa $\frac{3}{5}$ so lang als dick und trägt dorsal zwei Borsten. Das Tarsungulum ist klauenförmig, besitzt nahe der

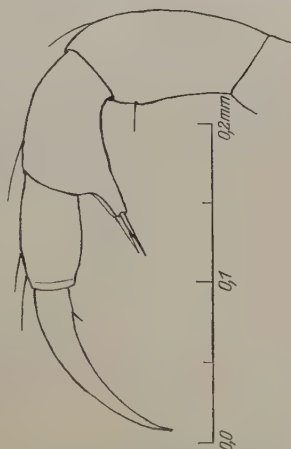


Abb. 14. Linkes Mittelbein der jungen Larve von *H. Wehnekei* GERH.

Basis eine kurze Borste und dokumentiert so seine Zusammensetzung aus einem Tarsenglied und einer Klaue. Die eigentliche Klaue — es ist bei den Halipliden nur eine vorhanden — ist sehr lang, fast doppelt so lang als das Tarsalglied und schwach sichelförmig gebogen. — Die Hinterbeine sind in allen ihren Teilen etwas schlanker und die Tibia entbehrt der inneren distalen Fortsätze.

Die Abdominalsegmente sind bis zum vierten stark quer, doppelt so breit als lang und werden dann allmählich schmaler und relativ länger. Die Tergite zeigen bis zum 7. Segment die gleiche Ausstattung, die der der beiden letzten Thorakalsegmente ähnlich ist. Sie besitzen nämlich eine stark nach vorn verschobene hintere Querreihe von borstentragenden Schläuchen, die jederseits aus einem langen Schlauch nahe dem Seitenrande und einem ebensolchen an der Mittellinie besteht, zwischen

welchen sich ein kleiner befindet. Die vordere Querreihe ist aber stark reduziert und wird nur mehr durch einen kleinen Schlauch jederseits der Medianlinie repräsentiert. Die langen Schläuche der hinteren Reihe sind mit feinen Börstchen ziemlich dicht besetzt. — Das 8. Segment (Abb. 15) zeichnet sich durch das Fehlen des zweiten Schlauches der hinteren Reihe aus, ebenso das 9., welches aber außerdem noch dorsal ziemlich stark gewölbt ist. Das 10. Segment ist annähernd flaschenförmig und unbeborstet. Es ist distal gabelförmig gespalten und trägt die eingliedrigen, dünnen, fein beborsteten Cercoide, die so lang sind wie der Prothorax und mit einer kräftigen Borste endigen. — Stigmen sind nicht sichtbar.

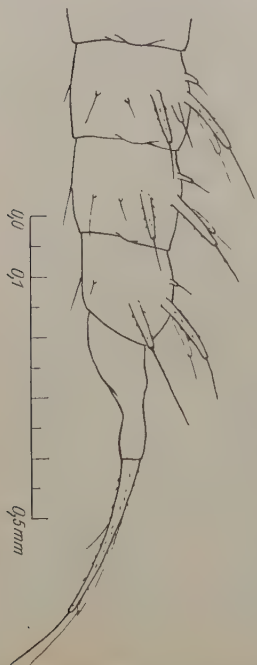


Abb. 15. Ende des Abdomens der jungen Larve von *H. Wehncke* GERH.

Die erwachsene Larve.

Die mir vorliegenden fast erwachsenen Larven sind 7 mm lang und von graubrauner Farbe. Sie sind etwas gedrungener als die frisch geschlüpften Larven und unterscheiden sich von diesen ganz beträchtlich (Abb. 16).

Der Kopf ist ähnlich gebaut wie bei der jungen Larve. Er trägt sechs Ocellen, von denen vier dorsal und zwei ventral liegen, der vordere ventrale Ocellus ist unter die Fühlerbasis gerückt. Die ganze Oberseite des Kopfes ist kräftig punktiert. Von den borstentragenden Schläuchen sind nur mehr zwei am Seitenrande hinter den Ocellen erhalten, während die übrigen Borsten der Kopfoberseite normal inseriert sind.

Die Antennen sind im Verhältnis zum Kopf nicht mehr so auffallend groß, die Maßverhältnisse der Glieder sind aber gleich geblieben. Das borstenförmige Ergänzungsglied ist jedoch so lang wie das vierte Glied und die Endborste des letzteren ist kleiner und schwächer.

Die Mandibeln (Abb. 17) sind kräftig und ragen etwas vor. Sie erinnern in ihrer Form an einen Vogelkopf. Ihre Basalpartie ist sehr breit, am Außenrande fast gerade, innen leicht bogig verengt und glattrandig. Der Außenrand trägt fünf lange und kräftige Borsten. Gegen die Spitzenpartie sind die Mandibeln innen plötzlich verengt und besitzen am Beginne dieser Einschnürung einen breiten, jedoch nicht stark vorragenden Zahn. Die eigentliche Spitze, die von einem Saugkanal durchbohrt ist, ist nach innen gekrümmt. Sie wird an der Basis von einer helmartigen, flachen Überhöhung gekrönt, die innen steil abfällt, nach außen jedoch bogenförmig in den Außenrand übergeht.

Die Maxillen (Abb. 18) sind äußerst plump und weit vorn, knapp unterhalb der Mandibeln eingelenkt. Besonders der Stipes ist sehr breit und dick. Der dreigliedrige Taster ist kurz, seine beiden ersten Glieder sind ringförmig, breiter als hoch; das Endglied ist doppelt so lang als dick, an der Spitze abgerundet. An der breiten Kuppe des Stipes sitzt

innen vom Taster ein dickes, stumpf-kegelförmiges, weichhäutiges Coxomerit, welches bis zur Basis des dritten Tastergliedes reicht.

Das Labium ist klein und sehr weit nach vorn verschoben. Im Basalteil lassen sich Trennungslinien nicht deutlich unterscheiden, da weitgehende Verschmelzungen stattgefunden haben. Die Taster sind

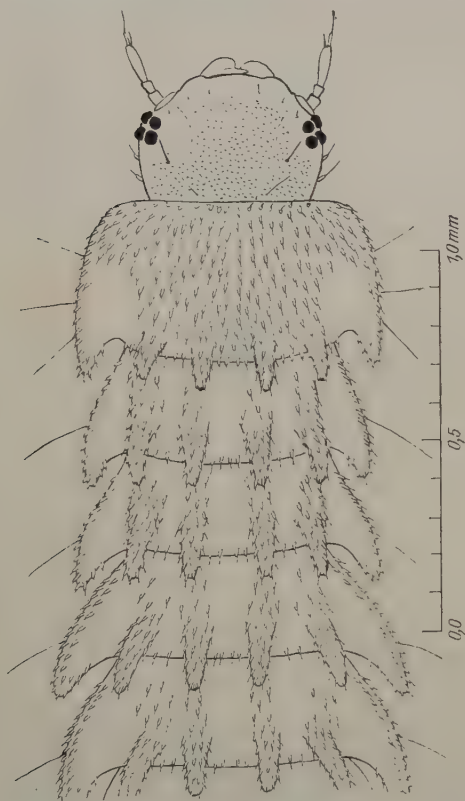


Abb. 16. Vorderkörper einer fast erwachsenen Larve von *H. Wehncke* GERH.

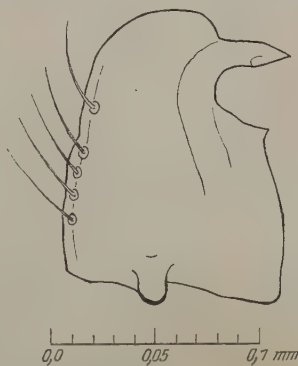


Abb. 17. Rechte Mandibel von *H. Wehncke* GERH. von der Unterseite.

kurz und plump, ihre Glieder ähnlich denen der Maxillartaster. — Die Unterseite des Kopfes ist kräftig narbig punktiert.

Der Prothorax ist etwa doppelt so breit als lang. Seine Vorderecken sind abgerundet, die Hinterecken lappenförmig verlängert. Außerdem befinden sich am Hinterrande jederseits zwei lange, zapfenartige Fortsätze, so daß der ganze Hinterrand mit sechs Fortsätzen versehen erscheint. Die Oberfläche des Prothorax, dessen Ränder und die erwähnten Fortsätze sind dicht mit dünnhäutigen, je eine feine Borste tragenden Schläuchen versehen, die nur eine Partie nahe den Hinterecken frei lassen. Der Seitenrand trägt drei Tastaare.

Meso- und Metathorax sind fast dreimal so breit als lang. Auch hier sind die Hinterecken lappenförmig vorgezogen. Die vier zapfenförmigen Fortsätze des Hinterrandes sind jedoch etwas länger als beim Prothorax und weiter nach vorn gerückt. Der Schlauchbesatz erstreckt sich nur auf den Seiten- und Hinterrand, auf die zapfenförmigen Fortsätze und auf eine schmale Partie an deren Basis, so daß breite Stellen nackt bleiben. Der Seitenrand trägt nur ein Tasthaar.

Die Vorderbeine (Abb. 19) sind sehr gedrunken. Die Coxa ist fast zylindrisch, der Trochanter relativ groß und etwas gebogen. Das Femur ist äußerst kurz und plump, am Innenrande mit zahnförmigen Börstchen besetzt. Die Tibia ist etwa so lang wie das Femur, glatt, innen distal lappenförmig erweitert und mit kräftigen Dornenborsten besetzt. Der Tarsus ist eingliedrig, gut halb so lang als die Tibia, innen in der distalen



Abb. 18. Vorderteil des Kopfes mit Mundwerkzeugen von *H. Wehncke* GERH. von der Unterseite.

Hälfte fein gezähnt. Das Tarsungulum ist klauenförmig und etwas länger als der Tarsus; seine Basalpartie ist kurz und deren Abgrenzung gegen die eigentliche Klaue ist durch eine Borste und ein Zähnchen markiert. Die Klaue ist lang und fast gerade. — Die Mittelbeine (Abb. 20) sind in allen ihren Teilen schlanker als die Vorderbeine. Femur, Tibia und Tarsus sind innen mit kurzen Borsten reihig besetzt. Der Tibia fehlt die distale lappenförmige Erweiterung, doch sind vor ihrem Ende drei kräftige Dornenborsten vorhanden. Die Klaue ist sehr lang und sichelförmig gebogen. Die Hinterbeine stimmen fast ganz mit den Mittelbeinen überein, sind aber noch etwas schlanker.

Die Abdominalsegmente sind bis zum 6. etwa dreimal so breit als lang, vorn noch etwas breiter, das 7. und 8. ist nur wenig breiter als lang. Der Bau stimmt bei allen genannten überein. Die Hinterecken sind stark nach hinten verlängert und der Hinterrand trägt jederseits zwei zapfenartige Fortsätze, die ziemlich weit nach vorn verschoben sind. Die

Seitenränder und der Hinterrand, sowie die Fortsätze und ein Streifen an deren Basis sind dicht mit kleinen, borstentragenden Schläuchen besetzt. Die ersten acht Abdominalsegmente stimmen also in ihrem Bau ziemlich mit den beiden letzten Thorakalsegmenten überein. Das 9. Segment ist so lang als breit und besitzt nur an den Hinterecken und jederseits der Medianlinie einen Fortsatz. Seine Oberseite ist ziemlich dicht mit kleinen Schläuchen besetzt. Das 10. Segment ist länger als die beiden letzten Segmente zusammengenommen und gegen das Ende allmählich verengt; es ist dicht und unregelmäßig mit borstentragenden Schläuchen besetzt. An seinem Ende inserieren die fadenförmigen Cercoide, die etwa $\frac{2}{3}$ so lang sind als das Segment; sie sind fast glatt, besitzen nur einzelne

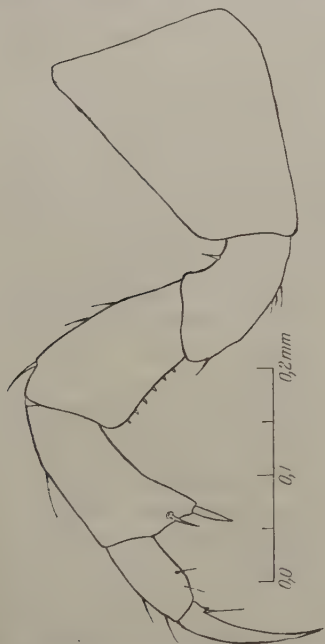


Abb. 19. Linkes Vorderbein der erwachsenen Larve von *H. Wehncke* GERH.

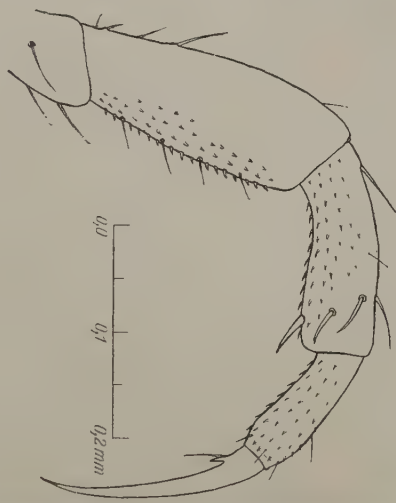


Abb. 20. Rechtes Mittelbein der erwachsenen Larve von *H. Wehncke* GERH.

Haare und endigen mit einer feinen Borste. — Seitlich unterhalb der Tergite sind sieben Stigmen sichtbar, die jedoch geschlossen sind.

Von den bisher beschriebenen Larven der *ruficollis*-Gruppe unterscheidet sich die Larve von *H. Wehncke* GERH. außer durch die etwas andere Rückenbewehrung durch innen nicht mit Zähnen versehene Tibia und Tarsus der Vorderbeine und vor allem durch den bedeutend höheren und innen steiler abfallenden helmartigen Aufsatz der Mandibeln.

Über die Lebensweise der Larve von *Haliphus Wehncke* GERH. konnte ich aus Zeitmangel keine Beobachtungen mehr anstellen und es lag dies auch ursprünglich nicht in meiner Absicht. Es liegen jedoch in der Lite-

ratur Angaben über die Biologie anderer Haliplidenlarven vor. Wenn diese Angaben auch größtenteils sehr spärlich sind, so gestatten sie doch immerhin einen allgemeinen Überblick über die Lebensweise der Larven dieser Gattung. Es soll hier darüber kurz referiert werden.

Was die Nahrung der Larven betrifft, so geben BERTRAND (1), BLUNCK (2), FALKENSTRÖM (8) und MATHESON (11) übereinstimmend an, daß diese aus dem Zellinhalt von Algen, der mittels der durchbohrten Mandibeln ausgesaugt wird, besteht. Als Algen kommen für *H. immaculicollis* HARR. nach MATHESON (11), *Spirogyra*, *Zygnema* und *Mougeotia* in Betracht. FALKENSTRÖM (8) gibt als Nahrung für *H. ruficollis* DE GEER ebenfalls *Spirogyra* an, glaubt jedoch, daß auch *Lemna*-Wurzeln, *Callitriche*, *Cladophora* u. a. angenommen werden. Die jungen Larven von *H. immaculatus* GERH. sollen nach ihm *Cladophora* jeder anderen Alge vorziehen. Letztgenannter Autor kommt daher zu dem Schlusse, daß die *Halipilus*-Larven „also keine Raubtiere sind, wie SCHIÖDTE und nach ihm verschiedene andere Biologen angegeben hatten. Sie sind Pflanzenfresser, Zellinhaltsauger“ (S. 4). Zum Festhalten der Fadenalgen sollen ihnen die Vorderbeine dienen, die zu Greiforganen ausgestaltet sind.

Die Atmung erfolgt durchweg unter Wasser und es kann atmosphärische Luft überhaupt nicht aufgenommen werden, da bei jungen Larven Stigmen gar nicht vorhanden sind und diese erst im letzten Stadium auftreten, wo sie jedoch auch größtenteils geschlossen bleiben. Der Sauerstoffbedarf der Tiere muß demnach durch eine Hautatmung gedeckt werden. Über die Art und Weise derselben bestehen jedoch nur Vermutungen. Höchstwahrscheinlich dienen die borstentragenden Schläuche an den Tergiten der Sauerstoffaufnahme. Sie erscheinen zu dieser Funktion durch ihre außerordentlich dünne Chitinbekleidung besonders befähigt. Bei jungen Larven, die überhaupt nur eine dünne Körperhaut besitzen, welche wahrscheinlich als solche resorbierend wirken kann, sind diese Schläuche nur in geringer Zahl vorhanden. Bei älteren Larven dagegen, die einen vermehrten Sauerstoffbedarf haben und diesen durch ihre dicke Körperbedeckung nicht decken können, sind sie in großer Zahl auf den Tergiten verstreut. Die zapfenförmigen Ausstülpungen, die ebenfalls dicht mit Schläuchen besetzt sind, dienen demnach wahrscheinlich der Oberflächenvergrößerung; es finden auf ihnen sehr viele Schläuche Platz, die außerdem dadurch in exponierter Lage frei in das Wasser ragen und so in erhöhtem Maße der Sauerstoffaufnahme dienen können.

Über die Zeit der Entwicklung gehen die Ansichten weit auseinander. Während nämlich MATHESON (11) angibt, daß die Dauer des Larvenlebens nur 3—4 Wochen beträgt — eine Ansicht, der ich mich ebenfalls anschließen möchte —, kommt FALKENSTRÖM (8) auf Grund seiner Beobachtungen an *H. immaculatus* GERH. zu dem Schlusse, daß die Entwicklung sehr langsam erfolgt und sich auf etwa 3 Monate erstreckt, von

welcher Zeit für das erste Stadium 6 Tage und für das zweite Stadium 10 Tage benötigt werden. Die Larve muß nach ihm wenigstens einmal überwintern, kann dies jedoch unter Umständen auch zweimal tun. Er hat Larven gehabt, die erst im dritten Jahre den Käfer lieferten. FALKENSTRÖM (8) faßt seine Ergebnisse folgendermaßen zusammen (S. 12): „Die Larven erreichen während des Sommers ihres Ausschlüpfens nicht die Reife, um die Metamorphose durchmachen zu können, sondern überwintern als Larven in verschiedenen Stadien. — Die erwachsenen Larven überwintern meistens oberhalb des Wassers, die übrigen unter Wasser, in beiden Fällen unweit des Wassersaumes. — Die Larven passieren drei Stadien mit drei Häutungen; die dritte Häutung gibt unmittelbar die Puppe.“

Die Verpuppung erfolgt nach MATHESON (11) und FALKENSTRÖM (8) in einer kleinen Höhlung in feuchter Erde, und zwar in unmittelbarer Nähe des Wassers. Letztgenannter Autor beobachtete sie im Juni und Juli und gibt für die Dauer der Puppenruhe die Zeit von 2—3 Wochen an. Der Puppe soll nach ihm jede Bewegungsfähigkeit fehlen.

Aus dem Gesagten ist ersichtlich, daß die Halipliden sowohl als Larven, als auch Imagines in ihrer Form und in jeder ihrer Lebensäußerungen sehr stark von den Dytisciden abweichen und mit letzteren nichts gemein haben.

11. Verzeichnis der zitierten Literatur.

1. **Bertrand, H.:** Les Larves et Nymphes des Dytiscides, Hygrobiides et Haliplides. Encyclopédie Entomologique 10. Paris 1928. — 2. **Blunck, H.:** Syllabus der Insektenbiologie (Insektenbiologisches Vademecum). Coleopteren, 1. Liefg. Berlin 1925. — 3. **Bott, R.:** Beiträge zur Kenntnis von *Gyrinus natator substriatus* Steph. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 10, H. 2/3, 207—306. Berlin 1928. — 4. **Brocher, F.:** Recherches sur la respiration des insectes aquatiques adultes. Ann. Biol. lacustre 5, 178. Bruxelles 1912. — 5. Observations biologiques sur les Haliplidés (Coléoptères). Ebenda 11, 7—18 (1922). — 6. **Dudich, E.:** Über den Stridulationsapparat einiger Käfer. Entom. Blätter 16, 146—161. Berlin 1920. — 7. Beiträge zur Kenntnis der Stridulationsorgane der Käfer. Ebenda 17, 136—140, 145 bis 155 (1921). — 8. **Falkenström, G.:** Beiträge zur Kenntnis der Biologie der Halipliden und der Metamorphose von *Haliplus immaculatus* GERH. Entom. Tidskr. 47, 1—28. Stockholm 1926. — 9. **Ganglbauer, L.:** Die Käfer von Mitteleuropa. Bd. 1: Caraboidea. Wien 1892. — 10. **Gernet:** Beiträge zur Käferlarvenkunde. Horae Soc. Entom. Ross. 5, 10, 11. Petersburg 1867. — 11. **Matheson, R.:** The Haliplidae of North America, north of Mexico. N. Y. J. Entom. Soc. 20, 156—193 (1912). — 12. **Pearce, E. J.:** The Haliplidae as vegetarians. Entom. Mo. Mag. 57 (3. s., 7), 184 London 1921. — 13. **Reeker, H.:** Die Tonapparate der Dytiscidae. Arch. Naturgesch. 57, 105—112. Berlin 1891. — 14. **Reitter, E.:** Fauna Germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches 1. Stuttgart 1908. — 15. **Rousseau, C.:** Contribution à l'étude des larves d'Haliplides. Ann. Biol. lacustre 9. Bruxelles 1920. — 16. **Schiödte:** De Metamorphosi Eleutheratorum observationes. Nat. Tidsskr. 3, T. 3. Kjöbenhavn 1864. — 17. **Schulze, P.:** Biologie der Tiere Deutschlands. Liefg. 24, T. 40: Coleoptera, von H. Lengerken, S. 183—185. Berlin 1927.

STUDIEN ÜBER DIE LEBENSERSCHEINUNGEN DER SILPHINI (COLEOPT.).

IV. BLITOPHAGA OPACA L. (GLATTSTREIFIGER RÜBENAASKÄFER).

Von

R. HEYMONS und H. v. Lengerken

unter Mitwirkung von M. Bayer.

Mit 12 Textabbildungen.

(Eingegangen am 28. Oktober 1928.)

Stoffeinteilung.		Seite
Einleitung.		234
A. Unterbringung des Materials.		235
B. Biologie der Imago		235
a) Nahrung		235
b) Allgemeine Lebensäußerungen.		239
c) Darmtractus der Imago		240
d) Eiablage		241
e) Hilfsapparat bei der Eiablage.		243
f) Absterben und Winterschlaf		244
C. Ei und Embryonalentwicklung, embryonale Häutung und Schlüpf- vorgang		244
D. Biologie der Larve		246
a) Luftschlucken und Ausfärbung		246
b) Allgemeine Lebensäußerungen.		247
c) Entwicklung der Larve und Verpuppung		250
E. Der Jungkäfer		251
F. Morphologie der Larvenstadien		254
a) Größe der Larven und Wachstumserscheinungen		254
b) I. Larvenstadium		255
c) II. Larvenstadium		257
d. III. Larvenstadium.		257
G. Morphologie der Puppe		258

Einleitung.

Unter den von uns im Rahmen der systematischen Einheit der Silphini¹ zu behandelnden Arten ist *Blitophaga opaca* L., der glattstreifige Rübenaaskäfer, der bekannteste und verbreitetste Pflanzenschädling, der besonders in den letzten Jahren Gegenstand eifriger Untersuchung war.

¹ Bisher erschien: I. *Silpha obscura* L. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **6**, H. 2, 287 (1926). II. *Phosphuga atrata* L. Ebenda **9**, H. 1/2, 271 (1927). — III. *Xylodrepa quadripunctata* L. **10**, H. 2/3, 330 (1928).

Die Biologie des Tieres ist deswegen weit besser bekannt als die anderer Aaskäfer. Wenn wir in der vorliegenden Schrift trotzdem ein Gesamt-lebensbild des Käfers und seiner Larve zu geben versuchen, so geschieht das, um in der Reihe unserer Silphenuntersuchungen keine Lücke auftreten zu lassen. Außerdem dürfte es erwünscht sein, eine zusammenfassende, gelegentlich in einigen Punkten ergänzte Darstellung unseres gegenwärtigen Wissens über die Biologie des Schädlings in Händen zu haben.

Blitophaga opaca L. ist nach GANGLBAUER (1899) über die paläarktische Region und über Nordamerika verbreitet. In den Berichten über Pflanzenschädlinge dieser Länder findet man die Art häufig genannt. So ist sie als Schädling gemeldet aus: Schweden, Norwegen, Dänemark, England, Irland, Holland, Deutschland, Frankreich und Böhmen. Vor allem hat der Rübenbau unter *Blitophaga opaca* L. zu leiden. Im ersten Frühjahr werden auch Getreidepflanzen befallen, doch treten dabei keine ernsten Schädigungen auf.

A. Unterbringung des Materials.

Die dieser Arbeit zugrunde liegenden Beobachtungen wurden teilweise im Frühjahr 1925, teilweise im Frühjahr 1927 gesammelt. Das Material stammt immer aus der Umgebung Berlins. Im März 1925 wurden einige Käfer eingebracht und zunächst in einem Kälteschrank bei einer annähernd konstanten Temperatur von ungefähr +5° C aufbewahrt. Anfang bis Mitte April wurden die Tiere in Zimmertemperatur gebracht und paarweise in die von uns mehrfach beschriebenen Zuchtgläser¹ eingesetzt. Am 23. IV. 1925 wurde weiteres, frisch gefangenes Material in Gläsern paarweise isoliert. Im Frühjahr 1927 wurden einige Tiere Mitte März eingetragen und bei Zimmertemperatur in die Zuchtgläser gebracht. Anfang Mai kam noch ein weiteres Pärchen hinzu.

Die mit Voile luftig verschlossenen Gläser enthielten eine Schicht feuchter Erde.

B. Biologie der Imago.

a) Nahrung.

Wie Beobachtungen im Freien und Laboratoriumsversuche zeigen, ist *Blitophaga opaca* L. in bezug auf die von ihr als Nahrung angenommenen Stoffe sehr vielseitig. In unseren Zuchten fütterten wir die Tiere hauptsächlich mit Spinat und Salatblättern, machten aber außerdem noch verschiedene Fütterungsversuche. Es wurden nicht nur grüne Blätter angenommen (Spinat, Salat, Radieschenblätter, Grünkohl, Wirsing, Klee, Rapunzen), soweit sie zart und frisch waren, sondern auch Stücke von allerlei Wurzeln, Knollen und Früchten, z. B. Mohrrüben, Kohlrüben, Kartoffeln, Äpfeln, in Scheiben geschnitten. Gelegentlich werden auch grüne Mooskapseln benagt. Besonders bemerkenswert ist aber, daß *Blitophaga opaca* L. durchaus nicht immer streng vegetarisch

¹ Siehe „I. *Silpha obscura* L.“.

lebt, sondern gelegentlich auch Fleisch annimmt. Wir haben im Rahmen unserer Fütterungsversuche einigen Käfern gleichzeitig Fleisch und Blätternahrung geboten und auch versucht, andere nur bei Fleischkost am Leben zu erhalten und zur Fortpflanzung zu bringen. Wir beobachteten dabei, daß die Tiere, denen wir gleichzeitig sowohl Spinatblätter als auch gehacktes Fleisch gereicht hatten, freiwillig an beide Nahrungsstoffe herangingen. Wir konnten diese Feststellung wiederholt und an mehreren Exemplaren machen. Es folgt daraus, daß man *Fleischkost bei Blitophaga opaca* L. nicht als „Verlegenheitsnahrung“ ansehen darf, sondern daß vielmehr die animalischen Stoffe wohl eher die Rolle einer „Gelegenheitsnahrung“ oder einer Beikost spielen. Vom 25. IV. 25 an wurden drei isolierte Pärchen von *Blitophaga opaca* L. ausschließlich mit gehacktem Fleisch gefüttert. Sie hielten sich dabei monatelang. Das erste Tier ging am 22. V. ein, das zweite am 8. VI., die anderen lebten bis in den Juli. Der letzte dieser Käfer lebte bis zum 20. VII. Im Vergleich zu den vegetarisch ernährten Käfern besagen diese Daten, daß die durchschnittliche Lebensdauer der mit Fleisch gefütterten Tiere im allgemeinen nicht herabgesetzt erscheint. Dagegen war, wie später noch dargelegt werden wird, die Eiproduktion der animalisch ernährten Tiere im Vergleich zu den mit Vegetabilien gefütterten Individuen stark herabgesetzt. Ganz einseitig mit Vegetabilien ernährte Tiere, auch wenn sie nur mit einer einzigen Pflanzensorte, z. B. Spinatblättern, gefüttert wurden, halten, entwickeln und vermehren sich aufs beste. Man kann also sagen, daß *Blitophaga opaca* L. im wesentlichen Vegetarier ist und bei rein pflanzlicher Nahrung gut gedeiht, daß der Käfer aber gelegentlich etwas animalische Zukost nicht verschmäht. Bei rein animalischer Fütterung kann er zwar das Leben fristen, kümmert jedoch sichlich.

BLUNCK und JANISCH (1925) haben Fütterungsversuche und -beobachtungen an *Blitophaga* veröffentlicht, die sowohl im Freien als auch im Laboratorium gemacht wurden. Die Autoren stellen eine lange Liste von Pflanzen auf, die der Käfer im Freien benagte oder die von ihm im Laboratorium als Nahrung angenommen wurden. Als Ergebnis stellen die Autoren fest, daß *Bl. opaca* L. ausgesprochen phytophag ist, und daß über die Annahme von Pflanzenteilen als Futter nur die Konsistenz des Gewebes entscheidet, und in der Tat könnten wir das Verzeichnis angenommener Futterpflanzen mit Blattgewebe von geeigneter Beschaffenheit beliebig vermehren. Beobachtungen und Versuche von WEBER (1925) ergänzen die Feststellungen von BLUNCK und JANISCH und BLUNCK-GÖRNITZ (1923). RITZEMA BOS (1891) berichtet über eine Schädigung der Rapsfelder in einem kurz vorher trocken gelegten Brackwasserarm aus dem Jahre 1877. Da man damals noch nicht gewöhnt war, einen Aaskäfer als Pflanzenschädling zu betrachten, glaubt der Autor, daß die Käfer erst die Pflanzen befielen, nachdem die animalische Kost,

die die Masse toter Wassertiere in dem „Polder“ bot, aufgezehrt war. Diese Annahme dürfte nach allen späteren Feststellungen irrtümlich sein.

Über den Freßakt selbst wurden folgende Beobachtungen gemacht: Genau wie wir es bei vorwiegend fleischfressenden *Silphinen* dargestellt



Abb. 1. Für die Imago von *Blitophaga opaca* L. charakteristischer Fraß an einem a Zuckerrüben-, b Kopfsalatblatt. Die faserigen Ränder in der Umgebung der Fraßstellen sind deutlich zu erkennen. (Vergleiche hierzu Abb. 8.)

haben, speit auch *Blitophaga opaca* L. einen Saft auf die Nahrung, während sie das Futter mit den Mandibeln bearbeitet. Gibt man dem Tier z. B. erst ein Spinatblatt und nach einiger Zeit ein Stückchen Kohl-

rübe, so sieht man auf dem schwach gefärbten Rübenstück deutlich, daß der ausgespiene Saft längere Zeit eine dunkelgrüne Farbe aufweist. Er stammt also vermutlich aus dem noch mit der Spinatmahlzeit angefüllten Darm. Manchmal sieht der Saft auch bräunlich aus oder annähernd

farblos. Läßt man ein hungriges Tier in Fließpapier beißen, so bleibt meist eine hellbraune Stelle im Papier zurück. Beobachtet man den Käfer beim Fressen, so sieht man, wie er meist am Rande des Blattes oder des Nahrungsbrockens an einer etwa $\frac{1}{2}$ cm langen Stelle entlang den Kopf hin und her bewegt. *Dabei wird die stark befeuchtete Fraßstelle dauernd mit den Mandibeln geknetet, ohne daß Stücke des Futterstoffes direkt herausgerissen werden.* Die Fraßstelle erscheint nach einiger Zeit weniger feucht, offenbar weil der Saft von dem Tier wieder aufgenommen worden ist. Meist fällt der durchgeknietete und zermürbte „ausgekaute“ Streifen heraus, und es entsteht so das Fraßloch. *In Blättern erscheinen*

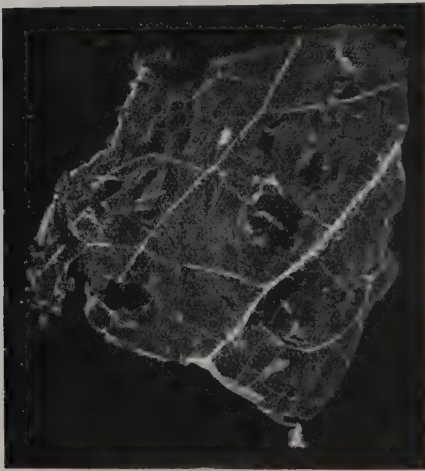


Abb. 2.

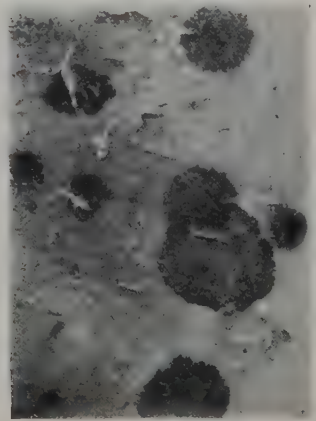


Abb. 3.

Abb. 2. Faserige Randstelle des Imaginalfraßes der Imago mit Hilfe eines feuchten Pinsels auseinandergebreitet. Es zeigt sich, daß der Käfer das Adernetz intakt gelassen und nur das Blattgewebe zerstört hat. Das Gewebe wird demnach „ausgequetscht“, um zu den plasmatischen Bestandteilen zu gelangen. — Abb. 3. Flüssige, in Tropfen ausgeschiedene Exkremente der Imago von *Blitophaga opaca* L. auf Fließpapier.

die von *Blitophaga*-Imagines herrührenden Fraßstellen immer von einem trockenen, schwärzlichen, etwas faserigen Rand umgeben (Abb. 1 a und b). Diese Erscheinung ist für den Fraß der Imagines sehr charakteristisch und erlaubt dem Beobachter, imaginalen und larvalen Schadfrazß voneinander zu unterscheiden, da der Rand der Fraßlöcher der Larven stets glattrandig ist (siehe Abb. 8). Wenn man den Rand der imaginalen Fraßstellen mit einem feuchten Pinsel auseinander zieht und seine Substanz ausbreitet, so erkennt man darin das Adernetz des beschädigten Blatteiles (Abb. 2). Die Fraßstellen der Imagines finden sich vorwiegend an den Blatträndern, die dem Käfer für seine Freßmethode besonders bequem sind, doch sind sie auch öfters irgendwo mitten in der Blattspreite.

Da die Käfer nur das Plasma des Blattes aufnehmen und die Hart-

substanzen zurücklassen, geben sie auch einen flüssigen Kot von sich, der auf Fließpapier grüne Flecke hinterläßt (Abb. 3).

Die Fraßgewohnheiten der *Blitophaga opaca* L. hat im übrigen schon KLEINE (1919) richtig beobachtet.

Nach Untersuchungen von BLUNCK und JANISCH (1925) beträgt die durchschnittliche tägliche Nahrungsmenge bei *Blitophaga opaca* L. 4 qcm für ein ♀ (das ♂ frißt etwas weniger). Die Nahrungsmenge steigt mit der Temperatur. Bei 10° C beträgt sie durchschnittlich 2,5 qcm, bei 25° 6,0 qcm.

Beobachtungen im Freien, die dieselben Autoren angestellt haben, ergaben, daß *Blitophaga opaca* L. sich nach Verlassen der Winterquartiere zunächst von Gramineen nährt (Gerste, Weizen, Hafer, Quecke), wobei sie aber keinen ernsten Schaden verursacht. Erst ab Ende Mai werden die Rüben befallen, die der Käfer wegen ihrer zarten fleischigen Blätter hauptsächlich bevorzugt.

b) Allgemeine Lebensäußerungen.

Da der Nahrungserwerb den Käfern keine sonderliche Mühe verursacht und auch keine Brutpflegeinstinkte vorhanden sind, geben die Tiere keine Gelegenheit, bemerkenswerte physische oder psychische Leistungen an ihnen zu beobachten. In den Bewegungen ist *Blitophaga* im allgemeinen lebhafter und schneller als manche anderen *Silphiden*, z. B. *Silpha obscura* L. Ein leidliches Klettervermögen befähigt *Blitophaga opaca* L. an Pflanzen emporzuklimmen und sich dort festzuhalten. Der gesättigte Käfer verkriecht sich gern unter Laub, Moos und in ähnlichen Schlupfwinkeln. Flugvermögen ist vorhanden, doch sieht man die Tiere in Gefangenschaft sehr selten Versuche im Gebrauch der wohl ausgebildeten Alae unternehmen. Kopulierende Käfer findet man ziemlich häufig während der ganzen Fortpflanzungsperiode. Dabei beobachtet man stets als charakteristische Kopulationsstellung, daß das Männchen sich mit den Mandibeln an einem Fühler des Weibchens festhält (Abb. 4), genau so, wie wir es bereits für *Xylodrepa quadripunctata* L. beschrieben haben. Die Begattungsstellung bei *Blitophaga opaca* L. beschreiben schon BLUNCK und JANISCH (1925). Über die Paarungszeit unter natürlichen Bedingungen wird von den genannten Forschern angegeben, daß sich einzelne Paare wohl schon im April zusammenfinden, obwohl die meisten Männchen dann noch über kein reifes Sperma verfügen. Die meisten Kopulationen wurden von BLUNCK und JANISCH im Freien im Mai und Juni beobachtet, die letzte am 30. Juni.

Auf Beunruhigung hin gibt *Blitophaga opaca* L., wie die anderen *Silphinen* auch, einen Analtropfen von sich, der aber bei diesem Tier kaum



Abb. 4. Kopulationsstellung eines Pärchens von *Blitophaga opaca* L. Das ♂ hält das ♀ an einem Fühler wie an einem Zügel fest.

einen unangenehmen Geruch für menschliche Geruchsnerven hat, wahrscheinlich infolge der vegetarischen Ernährungsweise dieses Käfers. Thanatoseerscheinungen treten gelegentlich ebenfalls, doch verhältnismäßig selten, auf. Der Käfer ist offensichtlich in Gefahrmomenten mehr auf eilige Flucht als auf passive Abwehr durch Thanatose eingestellt.

c) *Darmtractus der Imago.*

Wenn man im allgemeinen im Tierreich die Regel bestätigt findet, daß fleischfressende Tiere eine relativ wesentlich kürzere Gesamtdarmlänge haben als die Pflanzenfresser, so zeigt das Beispiel der *Blitophaga opaca* L., daß diese Regel auch ihre Ausnahmen hat. Bei einer durchschnittlichen Körperlänge des Käfers von 12 mm beträgt die Gesamtlänge des ausgestreckten Darmes im Mittel nur 35 mm, während wir z. B. bei der ausschließlich fleischfressenden, 13 mm langen *Phosphuga atrata* L. den Darm durchschnittlich 56 mm lang fanden. Der Darm von *Blitophaga opaca* L. erreicht also durchschnittlich noch nicht einmal das Dreifache der Körperlänge, bei *Phosphuga atrata* dagegen ist er mehr als viermal so lang wie der Käfer. Doch rückt dieses Ergebnis noch in ein etwas anderes Licht, wenn man berücksichtigt, wie sich bei den beiden verglichenen Tieren die Darmlänge auf die einzelnen Darmabschnitte verteilt. Als Hauptteile des Darmtractus unterscheiden wir den hier weniger interessierenden Vorderdarm, den verdauenden Mitteldarm und den wahrscheinlich nicht resorbierenden Enddarm. Stellt man nun die durchschnittlichen Längen der beiden letzten Darmabschnitte für die in Rede stehenden Käferarten zusammen, so zeigt es sich, daß der verdauende Mitteldarm mit etwa 14 mm Länge bei der pflanzenfressenden *Blitophaga* relativ und absolut länger ist als der etwa 10 mm lange Mitteldarm der schneckenfressenden *Phosphuga*, während bei Betrachtung des Enddarmes *Blitophaga* mit 18 mm weit hinter *Phosphuga* zurückbleibt, deren Enddarm eine durchschnittliche Länge von 40 mm aufweist. Ziehen wir noch die beiden anderen von uns bisher untersuchten Silphinen zum Vergleich heran, von denen *Xylodrepa quadripunctata* ein ausschließlicher Fleischfresser und *Silpha obscura* L. ein Allesfresser ist, so ergeben sich trotz der verschiedenen Nahrung bei allen untersuchten Silphiden keine wesentlichen Unterschiede in der relativen Länge des verdauenden Mitteldarmes. Er ist in jedem Falle annähernd gleich der Körperlänge des Tieres mit Abweichungen von 1—2 mm, wie es in der kleinen tabellarischen Übersicht zum Ausdruck kommt (Tabelle 1). *Sehr verschieden ist dagegen die relative Länge des Enddarmes*, die auch in der Tabelle eingetragen wurde. Gemessen an der Körperlänge finden wir für den Enddarm bei *Silpha obscura* L. etwa das Doppelte, bei *Phosphuga atrata* L. mehr als das Dreifache, bei *Xylodrepa quadripunctata* L. und bei *Blitophaga opaca* L. etwa das Anderthalbfache. Die Deutung dieser auffallenden Verschieden-

Tabelle 1. Länge der Darmabschnitte einiger Silphen im Vergleich zu ihrer Körpergröße (in Millimetern).

	<i>Silpha</i> <i>obscura</i> L.	<i>Phosphuga</i> <i>atrata</i> L.	<i>Xylodrepa</i> <i>4-punctata</i> L.	<i>Blitophaga</i> <i>opaca</i> L.
Körperlänge	16	13	15	12
Mitteldarm	16	12,6	17	14
Enddarm	33	40	23	18

heit wollen wir vorläufig dahingestellt sein lassen. Die annähernde Gleichheit der Mitteldarmlängen darf vielleicht als anatomische Bestätigung für die Auffassung verbucht werden, daß die *Silphini* ursprünglich sämtlich Fleischfresser waren, und daß selbst bei solchen Arten, die sich jetzt vorwiegend vegetarisch ernähren, wie *Blitophaga opaca* L., im Hinblick auf die Länge des Mitteldarmes, bzw. seiner resorbierenden Oberfläche, die vegetabilische Ernährung noch keinen morphologischen Ausdruck gefunden hat. Berücksichtigen wir ferner, daß *Blitophaga opaca* L. nur das Plasma der zerkauten pflanzlichen Zellen aufnimmt und sämtliche zellulosehaltigen Bestandteile vor der Mundöffnung beläßt, so ist auch von diesem Gesichtspunkte aus die Kürze des Mitteldarmes erklärlich, da ja die Aufnahme allen Ballastes fortfällt.

Die äußere Morphologie des Darmes stimmt bei *Blitophaga opaca* L. in allen wesentlichen Punkten mit dem überein, was für *Phosphuga atrata* L. beschrieben und abgebildet wurde. Auch das mikroskopische Bild bringt nichts wesentlich Neues. Im einzelnen wäre zu erwähnen, daß die Intima des Proventrikels viel spärlicher mit feinen Chitinborsten besetzt ist als bei *Phosphuga*. Das Lumen des Proventrikels ist im Querschnitt auch nicht so deutlich achzipfelig. Die Zotten des Mitteldarmes erscheinen durchschnittlich etwas kürzer als bei *Phosphuga atrata* L. Der erste kurze Abschnitt des Enddarmes ist sehr muskulös und mit einer starken Intima ausgekleidet, in dem zweiten, langen Abschnitt treten wieder die gleichen, drüsenartigen Gebilde hervor, wie bei *Phosphuga atrata* L., die wir dort als „Rectaldrüsen“ bezeichneten und mit dem Analsekret in Verbindung brachten. Die Rectalampulle, in der sich das Analsekret ansammelt, ist bei *Blitophaga* ebenfalls vorhanden.

d) Eiablage.

Im Frühjahr 1925 begann in unseren Zuchten die Eiablage am 22. IV. bei einem ♀, das am 7. IV. aus dem anfangs erwähnten Kälteschrank aus einer Temperatur von durchschnittlich +5° C in eine Zimmertemperatur von etwa +16—18° C gebracht worden war. Am 23. IV. und 1. V. fingen die nächsten, ebenso behandelten ♀♀ mit der Eiablage an. Sechs am 23. IV. aus freier Natur eingetragene ♀♀ begannen mit der Eiablage in dem Zeitraum von 4.—8. V. Da die Zuchten im Frühjahr

Tabelle 2. Eierlegeperiode und Anzahl der Eier von *Blitophaga opaca* L. im Frühjahr 1927.

Datum	Zimmer- temperatur in °C	Bezeichnung der ♀♀		
		1	2	3
25. III.	18	3		
28. III.	20,5	6		
29. III.	21,5	1		
30. III.	23	8	11	
1. IV.	25	4		
2. IV.	22	6	14	
4. IV.	23	6	23	
5. IV.	22	3	6	
7. IV.	23	8	18	
8. IV.	24	6	3	
10. IV.	23	12	12	
11. IV.	23	10	7	
12. IV.	24	7	11	
14. IV.	24	11	9	
16. IV.	25	12	10	
19. IV.	25	15	7	
21. IV.	24	7	5	
23. IV.	23	6	9	
25. IV.	21	7	6	
27. IV.	23,5	4	7	
29. IV.	24	11	7	
30. IV.	24	3	4	
2. V.	24	10	10	11
4. V.	22,5	7	11	7
6. V.	23,5	†	10	7
9. V.	23,5		1	12
11. V.	20,5		†	2
13. V.	18,5			7
16. V.	17,5			5
18. V.	19			5
23. V.	19			8
25. V.	17			1
27. V.	18			†
Gesamtzahl der Eier . . .		173	201	65
Durchschnittl. Tagesleistung		4,3	5	2

Durchschnittliche Tagesleistung: je 1 ♀ 3,77 Eier.

Durchschnittliche Zimmertemperatur: 22,1° C.

1925 in ungeheizten Räumen gehalten wurden, also im Hinblick auf die Temperatur annähernd unter natürlichen Bedingungen standen, fiel auch die Periode der Eiablage in dieselbe Zeit, wie sie von BLUNCK und seinen

Mitarbeitern für *Blitophaga* in freier Natur beobachtet wurde. Auch das Ende der Legeperiode Mitte Juli stimmte 1925 mit dem im Freien beobachteten Zeitpunkt überein.

Im Frühjahr 1927 wurden zwei ♀♀ schon Mitte März in einen geheizten Raum gebracht, der eine durchschnittliche Temperatur von 21,5° C aufwies. Wie aus Tabelle 2 hervorgeht, setzte die Eiablage bereits am 25. III. ein, erreichte ihren Höhepunkt etwa Mitte April, und endete im Mai. In diesen beiden Fällen *dauerte die Eiablageperiode 40 bzw. 45 Tage und ergab bei einer durchschnittlichen Tagesleistung von 4,3 bzw. 5 Eiern eine Gesamtproduktion von 173 bzw. 201 Eiern*. Demnach können die ♀♀ von *Blitophaga opaca* L. auch wesentlich mehr Eier produzieren als BLUNCK und JANISCH (1925) annehmen, die im Durchschnitt 120 und im Maximum 128 Eier erhielten.

Einige Jungkäfer des Sommers 1927 wurden Anfang Dezember in einen geheizten Raum von durchschnittlich 23° C gebracht. Anfang Januar 1928 begannen sie mit der Eiablage, am 10. I. 28 traten die ersten Larven auf und am 8. II. 28 hatten wir bereits einen frischen Jungkäfer (vgl. S. 251). Durch Temperatureinfluß läßt sich demnach die natürliche Fortpflanzungszeit des Käfers sehr verschieben.

Bei den Zuchten des Jahres 1925 wurden die Eier der Zuchtweibchen nicht isoliert, sondern nur die in einem Zuchtglas schlüpfenden Larven gezählt. Hierbei ergab sich eine Durchschnittszahl von 113 bei einem Maximum von 160.

Die Eier werden einzeln in die Erde abgelegt, meist dicht unter der Erdoberfläche. Das ♀ fertigt mit dem auch für diese Art in den Einzelheiten charakteristischen Scharrapparat der Hinterleibsspitze kleine Erdhöhlen an (Abb. 5). BLUNCK und GÖRNITZ (1923) haben im Freien beobachtet, daß die Eier bei Trockenheit unterhalb der ausgetrockneten Erdschicht bis 5 cm tief abgelegt werden, bei feuchtem Wetter dagegen hart unter der Erdoberfläche. Nach denselben Autoren bevorzugt *Blitophaga opaca* L. zur Eiablage lockere, sandige Stellen, windgeschützte Senken.

e) Hilfsapparat bei der Eiablage.

Die chitinen Differenzierungen des Hinterleibsendes der weiblichen *Blitophaga opaca* L. stimmen prinzipiell mit den bisher beschriebenen Legeapparaten der Silphiden überein. Aber wenn sich die Teile auch restlos homologisieren lassen, sind sie doch im einzelnen bei *Blitophaga* recht abweichend gestaltet. Abb. 5 zeigt den Legeapparat in stark vorgepreßtem und auseinandergedrücktem Zustand. Dem 9. Tergit (Abb. 5, 9. T) fehlt bei *Blitophaga* ein ausgeprägter apicaler Einschnitt. Das Basalstück (Bs) dient gewissermaßen als Führungsleiste für das Endglied (Eg), wie das aus der Abb. 5 hervorgeht. Das Endglied (Eg) ist caudal tief bogenförmig ausgeschnitten. In diesem Bogen sitzt jederseits der

kleine Stylus (*St*). (Vergleiche hierzu die Abbildungen unserer bereits veröffentlichten Arbeiten.)

f) *Absterben und Winterschlaf.*

Im Sommer 1925 starben von etwa 17 ♂♂ 4 im Mai, 7 im Juni, 3 im Juli und 2 Nachzügler im August. Danach scheint es, als ob die Hauptzeit des Absterbens für die ♂♂ in den Juni fällt. Von den zugehörigen 17 ♀♀ starben 1 im Mai, 3 im Juni, 8 im Juli und ein Nachzügler im August. Die Zeit größter Sterblichkeit lag bei dieser Beobachtungsreihe im Juli, also später als bei den ♂♂.

Im Jahre 1927, wo, wie mehrfach erwähnt, die natürlichen Lebensperioden durch Haltung der Tiere im geheizten Raum zeitlich verschoben waren, starben die ♀♀, die bereits im März mit der Eiablage begonnen hatten, auch im Mai schon ab, wie aus Tabelle 2 ersichtlich ist.

Während die überwinterte Generation nach der Fortpflanzungsperiode restlos zugrunde geht, ziehen sich die Jungkäfer allmählich zum Winterschlaf in die Erde zurück, nachdem sie eine mehr oder weniger lange Fraßperiode hinter sich gebracht haben. Das Verhalten der Jungkäfer im einzelnen wird in einem späteren Kapitel dargestellt werden.

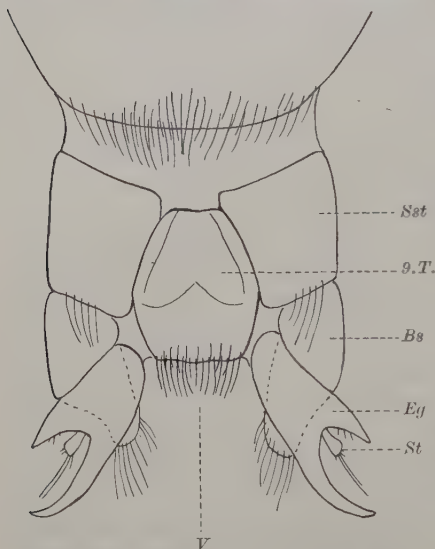


Abb. 5. Vorgestülpter Legeapparat des ♀ von *Blitophaga opaca* L. V Vaginalöffnung, *St* Stylus, *Eg* Endglied, *Bs* Basalglied, *T* Tergit, *St* Seitenstück, *9.T.* 9. Tergit (dorsal).

BLUNCK und seine Mitarbeiter haben festgestellt (1925, 1927) — und BRENNER (1927) hat diese Angaben bestätigt —, daß *Blitophaga opaca* L. mit Vorliebe am Rande von Nadelwäldern ihr Winterquartier sucht. Sie verkriecht sich dort in die Spreu des Bodens, wo sie in Humus oder Sand in selbstgefertigten, kugligen Höhlungen den Winter verbringt. Doch wurden die Käfer auch am Rande von Laubwäldern, sowie unter einzelnen Bäumen und Sträuchern gefunden. Sie suchen sich möglichst trockene Stellen aus und bevorzugen den West- und Südrand der Wälder.

C. Ei- und Embryonalentwicklung, embryonale Häutung und Schlüpfvorgang.

Die Eier von *Blitophaga opaca* L. sind länglichrund, elfenbeinfarbig, dünn- und glattschalig (Abb. 6). Ihre Größe beträgt bei frisch abgelegten Eiern $1,7 \times 1,5$ mm, bei schlüpfreifen Eiern $1,8 \times 1,6$ mm durchschnittlich

Tabelle 3. Größe der Eier von *Blitophaga opaca* L. (in Millimetern).

Jüngere Eier			Schlüpfreife Eier			
großer Durchmesser	kleiner Durchmesser	Differenz der Durchmesser	großer Durchmesser	kleiner Durchmesser	Differenz der Durchmesser	
1,8	1,7	0,1	1,9	1,7	0,2	
1,8	1,6	0,2	1,8	1,6	0,2	
1,6	1,5	0,1	1,8	1,6	0,2	
1,7	1,5	0,2	1,8	1,6	0,2	
1,7	1,6	0,1				
1,5	1,2	0,3				
1,5	1,4	0,1				
1,5	1,3	0,2				
1,8	1,6	0,2				
1,9	1,7	0,2				
1,5	1,3	0,2				
1,8	1,6	0,2				
1,8	1,6	0,2				
1,6	1,4	0,2				
1,7	1,5	0,2	1,8	1,6	0,2	Durchschnittliche Größe
1,9	1,7	0,3	1,9	1,7	0,2	{ Maxima, aus der Tabelle entnommen
1,5	1,2	0,1	1,8	1,6	0,2	

Tabelle 4. Dauer der Embryonalentwicklung von *Blitophaga opaca* L. im Frühjahr 1927.

Datum der Eiablage	Datum des Schlüpfens	Anzahl der geschlüpften Larven	Entwicklungsdauer in Tagen	Zimmertemperatur am Schlüpfstage °C	Datum der Eiablage	Datum des Schlüpfens	Anzahl der geschlüpften Larven	Entwicklungsdauer in Tagen	Zimmertemperatur am Schlüpfstage °C
24. III.	29. III.	4	5	21,5	16. IV.	19. IV.	5	3	25
31. III.	4. IV.	5	4	23	16. IV.	21. IV.	17	5	24
1. IV.	4. IV.	5	3	23	19. IV.	23. IV.	6	4	23
2. IV.	5. IV.	4	3	22	21. IV.	25. IV.	12	4	21
2. IV.	7. IV.	6	5	23	23. IV.	27. IV.	4	4	23,5
4. IV.	7. IV.	6	3	23	23. IV.	29. IV.	11	6	24
5. IV.	10. IV.	3	5	23	25. IV.	29. IV.	7	4	24
7. IV.	10. IV.	10	3	23	27. IV.	30. IV.	3	3	24
7. IV.	11. IV.	7	4	23	29. IV.	2. V.	8	3	24
8. IV.	11. IV.	11	3	23	4. V.	7. V.	6	3	21
10. IV.	13. IV.	8	3	25	6. V.	10. V.	7	4	22
10. IV.	14. IV.	16	4	24	6. V.	11. V.	4	5	20,5
11. IV.	16. IV.	17	5	25	9. V.	11. V.	3	2	20,5
12. IV.	16. IV.	10	4	25	15. VI.	20. VI.	5	5	20
14. IV.	19. IV.	5	5	25					

Im ganzen haben sich entwickelt:

3 Larven in 2 Tagen

66 „ in 3 „

77 „ „ 4 „

61 Larven in 5 Tagen

11 „ „ 6 „

Da die meisten Larven nach 4 Tagen geschlüpft sind, kann man diese Zeit als durchschnittliche Dauer der Embryonalentwicklung bezeichnen.

(Tabelle 3). Beim schlüpfreifen Ei sieht man den Embryo deutlich durch die Eischale hindurchschimmern. Der feingezackte Rand der zweispitzigen Mandibeln kann als besonderes Merkmal des *Blitophaga*-Embryo gelten. Die Eisprenger, die auch hier zwischen den Mandibelspitzen liegen, sind verhältnismäßig kräftig entwickelt. Sie sind schon deutlich sichtbar, ehe die Mandibeln gebräunt sind.

Im Frühjahr 1927 entwickelten sich die Embryonen durchschnittlich in 4 Tagen bei einer mittleren Zimmertemperatur von 23° C. Die Einzelheiten gehen aus Tabelle 4 hervor. BLUNCK und JANISCH stellen die Ab-

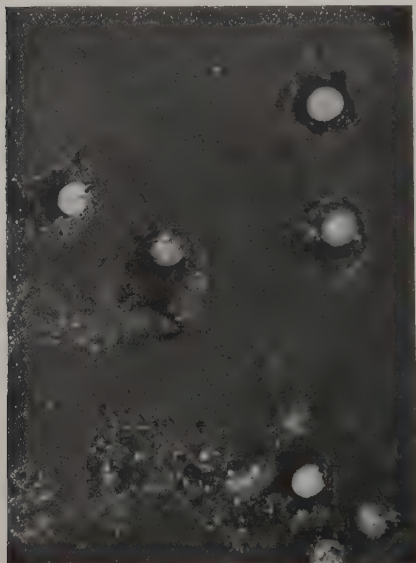


Abb. 6. Gelege von *Blitophaga opaca* L. auf dem Boden eines Glasgefäßes, von unten her aufgenommen, um die jedes Ei umgebende, kleine, vom ♂ gescharrte Erdhöhle zu zeigen.

hängigkeit der Entwicklungsdauer von der Temperatur dar. Nach ihren Beobachtungen hört die Ei-entwicklung bei +9° C auf. Oberhalb +9° C wächst die Entwicklungsgeschwindigkeit gleichmäßig. Ihre Angabe, daß die Eier oberhalb +19° C in 4—6 Tagen schlüpfen, stimmt mit unseren in Tabelle 4 niedergelegten Beobachtungen überein.

Was in unseren bisher veröffentlichten Arbeiten über Silphiden von dem Vorgang der embryonalen Häutung, sowie vom Vorhandensein der Eisprenger gesagt wurde, gilt gleichermaßen für *Blitophaga opaca*.

Auch bei *Blitophaga* konnten wir uns wieder von dem Vorhandensein einer embryonalen Häutung überzeugen. Fixiert man ein Embryo-

nalstadium, bei dem der Körper bereits ausgebildet ist, die stärkeren Chitinisierungen aber noch fehlen, so sieht man bei mikroskopischer Beobachtung, besonders deutlich an den Extremitäten, wie eine zarte Haut, allen Vorsprüngen und Anhängen des Körpers folgend, den ganzen Embryo umgibt. Untersucht man aber in gleicher Weise den schlüpfreifen Embryo, so ist von der genannten Haut keine Spur mehr zu entdecken. Sie geht also schon vor dem Schlüpfen des Tieres zugrunde.

D. Biologie der Larve.

a) Luftschlucken und Ausfärbung.

Sowie die junge Larve die Eischale gesprengt hat, beginnt sie mit dem „Luftschlucken“, wodurch sie den Körper streckt und dehnt. Die durch-

sichtige Haut des Tierchens erlaubt es, daß man die Luftblasen im Darm wandern sehen kann. Der ganze Körperinhalt macht schließlich den Eindruck, als sei er schaumig. Von den Rändern des Körpers ausgehend, schreitet die Ausfärbung langsam über Grau nach Schwarz fort. Nach 2 Stunden etwa ist das Tier tiefschwarz.

b) *Allgemeine Lebensäußerungen.*

Die Larven von *Blitophaga opaca* L. sind ziemlich lebhaft und gefräßige Tiere. Im Erklettern der Pflanzen sind sie nicht ungeschickt, an glatten Glaswänden können sie aber nicht emporklimmen. In der Ruhestellung zieht sich der Körper zusammen, so daß das Tier kürzer erscheint als im bewegten Zustande. Der Kopf ist in der Ruhe oft so stark eingezogen, daß er unter dem Rande des Prothorax nahezu verschwindet, während das laufende Tier den Kopf vorstreckt, sich suchend, tastend und spürend rechts und links wendet, wobei die Antennen dauernd lebhaft bewegt werden. Das Pygopodium gleitet beim Laufen über die Unterlage hin und wird beim Klettern als Stütze benutzt. Nicht mit Fressen beschäftigte Tiere verkriechen sich gern in den Unebenheiten des Bodens. Auf Beunruhigung und mechanische Reize hin verfallen die Larven gelegentlich; jedoch nicht immer und durchaus nicht häufig in Thanatose, wobei sie dann meist mit eingekrümmtem Körper und angezogenen Beinen auf dem Rücken liegen.

In der Auswahl der Nahrungsstoffe verhalten sich die Larven ungefähr ebenso wie die Imagines. Am liebsten fressen auch sie zarte Blätter und gedeihen z. B. bei Spinatfütterung vortrefflich. Bemerkenswert ist, daß die Fraßspuren der Larven an den Blättern sich deutlich von denen der Imagines unterscheiden, was auch schon KLEINE (1919) dargestellt hat. Wie oben bereits auseinandergesetzt wurde, zerkauen die Imagines das Pflanzengewebe nur, ohne die harten Bestandteile aufzunehmen. Daher scheiden die Käfer auch bloß flüssigen Kot ab. Die Larven dagegen fressen große Löcher in die Blattspreiten hinein, nehmen das Blattgewebe

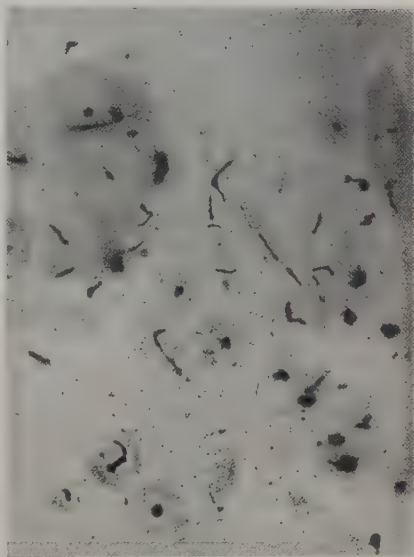


Abb. 7. Der Kot der Larven ist im Gegensatz zu den Exkrementen der Imagines (siehe Abb. 3) von fester Konsistenz.

in ihren Verdauungstractus auf und scheiden daher auch einen Kot von ziemlich fester Konsistenz ab (Abb. 7). Man kann daher in freier Natur auch bei Abwesenheit der Käfer bzw. Larven von der Gestalt und Beschaffenheit der Exkremente auf den jeweiligen Verursacher des Schadfraßes Schlüsse ziehen. Während also die vom Käfer verursachte Blattwunde als

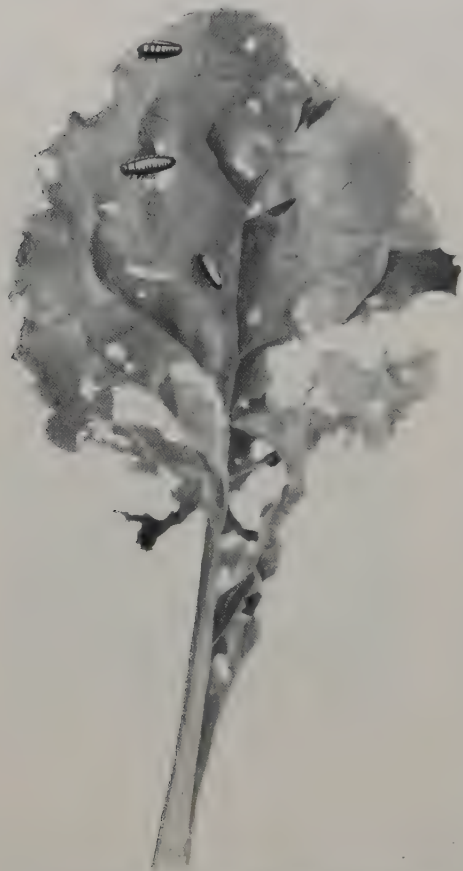


Abb. 8. Zuckerrübenblatt mit dem für die Larven charakteristischen glattrandigen Lochfraß. Vergleiche hierzu Abb. 1.

charakteristisches Merkmal den schwärzlichen Rand zerkaute Gewebes aufweist, sind die von Larven gefressenen Löcher glattrandig (Abb. 8 u. 9, vgl. Abb. 8 mit Abb. 1).

Wenn die *Blitophaga*-Larven auch hauptsächlich Pflanzennahrung zu sich nehmen und wenn sie sich auch bei ausschließlich vegetarischer Fütterung mühelos ziehen lassen, verschmähen sie gelegentliche Fleischkost keineswegs. Kannibalismus ist bei den Larven eine häufige Erscheinung. Die toten oder kranken Individuen werden häufig vollkommen ausgefressen. Reichtman den Larven gehacktes Fleisch, außer Blättern, so befressen sie stets auch das Fleisch. Es wurde auch versucht, Larven ausschließlich mit gehacktem Fleisch aufzuziehen. Meist starben sie jedoch bei dieser Fütterung schon im I. Stadium, doch erreichten einige wenige auch das II. und III. Stadium. Puppen und

Jungkäfer wurden von ihnen nicht erhalten. Es wurde auch versucht, die Junglarven bis zur ersten Häutung vegetarisch zu füttern und erst von diesem Zeitpunkt an ausschließlich Fleischkost zu reichen. Diese Aufzucht lieferte nur einen Jungkäfer.

BLUNCK und JANISCH (1925) stellen eine lange Liste von Pflanzen zusammen, die die Larven von *Blitophaga opaca* L. im Freien und auch in der Gefangenschaft als Nahrung angenommen haben. Es ist aus der

Liste zu ersehen, daß auch die Larven von *Blitophaga opaca* L. wenig wählerisch sind. Im Gegensatz zu der Imago treten jedoch in der Reihe der Futterpflanzen die Chenopodiaceen mehr in den Vordergrund, die Gräser dagegen mehr zurück. Sobald die Gewebe der Unkräuter erhärten, gehen die Larven zu den Rüben über. Die genannten Autoren versuchten auch, die Larven ganz mit Insektenaas aufzuziehen. Dieses wurde gern angenommen, vollständige Aufzucht damit war indessen nicht möglich.



Abb. 9. Habitusbild einer von den Larven der *Blitophaga opaca* L. zerfressenen, noch nicht verzogenen Rübe.

Bei ihren Beobachtungen im Freien stellten dieselben Autoren fest, daß die Larven zu längeren Wanderungen befähigt sind. Sie sind windflüchtig und ziehen sich bei Dürre unter Steine und in Erdspalten zurück. An heißen Tagen verkriechen sie sich und fressen morgens und abends. In den eigentlichen Nachtstunden wurden sie selten fressend angetroffen. Es gelang BLUNCK und JANISCH aber, ein Tier ganz im Dunkeln aufzuziehen. Leichter, warmer Regen stört die Larven nicht, wohl aber heiße Sonne.

Untersuchungen von BLUNCK und JANISCH über die Menge der Nahrung, die die Larven benötigen, ergaben einen Gesamtbedarf von 4000 qmm, wobei sich der Nahrungsbedarf der drei Stadien wie 1 : 15 : 60 verhält.

c) *Entwicklung der Larve und Verpuppung.*

In Tabelle 5 sind die Entwicklungsdaten enthalten, die wir im Frühjahr 1927 erhielten. Danach findet die erste Häutung nach durchschnittlich 4,4 Tagen statt, das II. Larvenstadium dauert dann 3 Tage im Mittel,

Tabelle 5. Entwicklungsdauer der Larvenstadien von *Blitophaga opaca* L. in Tagen (1927).

I. L.-St.	II. L.-St.	III. L.-St.	Prä-pupa	Puppe	Gesamtdauer d. Entwicklung	Zeitraum der Entwicklung	Durchschnittliche Temperatur in den Entwicklungszeiten in °C
3	3	3	4	8	21	26. III.—16. IV.	23,1
3	2	3	5	6	19	28. III.—16. IV.	23,2
3	3	3	5	7	21	29. III.—19. IV.	23,3
5	2	3	7	6	23	2. IV.—25. IV.	23,3
3	2	4	5	8	22	5. IV.—27. IV.	23,4
3	2	4	5	8	22	7. IV.—29. IV.	23,5
9	3	4	4	11	31	18. V. —18. VI.	18,8
7	2	6	8	12	35	23. V. —27. VI.	19,4
4	4	8	6	9	31	30. V. —30. VI.	19,7
4	3	7	4	8	26	20. VI.—16. VII.	21,5
4	7	5	2	7	25	23. VI.—18. VII.	21,6
4,4	3	4,5	5	8,2	25,1	im Durchschnitt	

und die erwachsene Larve beginnt nach durchschnittlich 4,5 Tagen sich als Präpupa in die Erde zu vergraben. Die „Puppenwiege“ liegt meist nur wenig unter der Erdoberfläche, in unseren Zuchtbehältern gewöhnlich 0,5 cm bei etwa 2 cm Erdschicht, nach BLUNCK und JANISCH 1—5 cm tief. Die Herstellung der Erdhöhle geschieht durch rotierende, bohrende und schlagende Bewegungen des Abdomens wie bei den übrigen *Silphini* auch. In der Gefangenschaft kommt es gelegentlich vor, daß eine Larve aus Platzmangel oder aus anderen Gründen nicht zum Eingraben kommt. Dann kann sie sich auch in völlig normaler Weise auf der Erdoberfläche verpuppen. Nach BLUNCK und JANISCH braucht die Puppe zum Schlüpfen ein Widerlager. In erdefreien Zuchtgläsern liefern die Larven oft verkrüppelte Puppen. Das Ausschlüpfen der Puppe geschieht durchschnittlich 5 Tage nach dem Eingraben. Nach weiteren 8,2 Tagen erscheint dann der Jungkäfer. Die angegebenen Entwicklungsdaten, die eine durchschnittliche Gesamtentwicklungsdauer von 25 Tagen ergeben, erhält man nur, wenn die Tiere bei verhältnismäßig hoher Temperatur gezogen werden. Vergleicht man in Tabelle 5 die Gesamtdauer der Entwicklung mit der durchschnittlichen Temperatur während dieses Zeitraumes, so sieht man, daß den minimalen Temperaturen unterhalb + 20° C die längsten Entwicklungszeiten von 31 und 35 Tagen zu-

geordnet sind. Den höchsten Temperaturen von über $+23^{\circ}\text{C}$ entsprechen die kürzesten Entwicklungszeiten von 19—23 Tagen, bei den mittleren Temperaturen von $+21$ — 22°C wurden mittlere Entwicklungszeiten von 25—26 Tagen erzielt. Im Frühjahr 1925, wo in ungeheizten Räumen die Temperatur durchschnittlich unter 19°C lag, dauerte die Entwicklung etwa 31 Tage.

BLUNCK und JANISCH (1925) haben die Abhängigkeit der Entwicklungsgeschwindigkeit von der Temperatur sowohl bei den Embryonen als auch bei den Larven kurvenmäßig dargestellt.

E. Der Jungkäfer.

Nach etwa achttägiger Puppenruhe schlüpft der Jungkäfer (Abb. 10). Nach vollendeter Ausfärbung verläßt er die Puppenwiege und kommt zur Nahrungssuche auf die Erdoberfläche. In der Nahrungsauswahl verhält er sich genau wie der Altkäfer. *Über die Dauer der Fraßperiode haben wir sehr verschiedene Beobachtungen gemacht.* Einige Jungkäfer, die Ende März 1927 geschlüpft waren, vergruben sich Mitte Mai in die Erde, hatten also eine Fraßperiode von etwa 6 Wochen hinter sich. Aber während ein Jungkäfer, der am 10. IV. geschlüpft war, sich ebenfalls nach etwa 6 Wochen, Anfang Juni, in die Erde eingrub, dehnten seine am 5. IV. und 7. IV. geschlüpften Altersgenossen ihre Fraßperiode bis in den Juli hinein aus.

Die Lebensäußerungen der Jungkäfer während der Fraßperiode weichen kaum von denen der Altkäfer ab. Bei frischen Tieren fällt es auf, daß sie auf Beunruhigung hin gelegentlich einen dunklen, braungrünen Saft ausspeien, was wir bei alten Käfern nicht mehr beobachten konnten.

Bei unseren in Gefangenschaft gehaltenen Tieren konnten wir einwandfrei das Auftreten einer zweiten Generation von Jungtieren innerhalb eines Jahres beobachten. Wie bereits mehrfach erwähnt wurde, hielten wir unsere Zuchten 1927 in einem gut geheizten Raume von durchschnittlich 22°C . Da wir die Käfer bereits Mitte März 1927 in diese Temperatur brachten, erhielten wir schon am 16. IV. die ersten Jungkäfer. In dem Behälter dieser Ende März geschlüpften Jungkäfer fanden sich Ende April, also nach einer Fraßperiode von 4 Wochen, einige Eier, die sich jedoch nicht weiter entwickelten und vielleicht unbefruchtet waren. *Im Juli jedoch legten die Jungkäfer Eier, aus denen sich in normaler Weise Larven entwickelten, die wir weiter züchteten.* Am 8. August erhielten wir den ersten Jungkäfer der II. Generation. Im Juli wurden auch kopulierende Jungkäfer beobachtet. Die alten, im März und April zur Zucht verwendeten Tiere waren im Juli und August bereits bis auf ein ♂ alle eingegangen.

Als die Jungkäfer im September bis Dezember in einen ungeheizten Raum gebracht wurden, schickten sie sich zum Winterschlaf an und ver-

gruben sich mit Ausnahme von zwei Tieren, die dauernd auf der Erdoberfläche blieben und dargereichte Blätter benagten. Anfang Dezember brachten wir die Tiere wiederum in den geheizten Raum. Sie erwachten aus dem Winterschlaf, begannen zu fressen und am 27. XII. fanden wir das erste Ei. Den ganzen Januar hindurch wurden weiter Eier produziert. Diese entwickelten sich normal und Anfang Februar fanden wir die ersten Puppen.

Aus den geschilderten Züchtungsergebnissen geht hervor, daß die Periodizität des Entwicklungszyklus bei *Blitophaga opaca* L. in der Konstitution



Abb. 10. Imago von *Blitophaga opaca* L. (glattstreifiger Rübenasäkäfer) (etwa $7,5 \times$ vergr.). Gez. von M. LANDSBERG.

des Tieres nicht so fixiert ist wie bei vielen anderen Insekten, sondern daß vielmehr die einzelnen Phasen des Zyklus in direkter Abhängigkeit von äußeren Faktoren, besonders der Temperatur, in Erscheinung treten. Die Art würde, wie man aus den oben mitgeteilten Beobachtungen folgern darf, unter geeigneten klimatischen Bedingungen ununterbrochen Generation auf Generation folgen lassen können, eine theoretische Annahme, die wir z. B. bei gewissen Höhlenkäfern angeblich verwirklicht finden. Über das tatsächliche Verhalten von *Blitophaga opaca* L. in der freien Natur und

unter den in Norddeutschland herrschenden klimatischen Bedingungen geben unsere Laboratoriumsversuche jedoch keine Unterlagen. Die Tatsache, daß wir 1925, als die Zuchten in ungeheizten Räumen gehalten wurden, von den Jungkäfern zwar einige, nicht entwicklungsfähige, wahrscheinlich unbefruchtete Eier erhielten, spricht dafür, daß in unserem Klima unter natürlichen Bedingungen auch keine zweite Generation auftritt. Wenn BLUNCK und HÄHNE 1926 Ende August bis Anfang Oktober Vollkerfe häufig vorfanden, so können diese Tiere sehr wohl Jungkäfer der ersten Generation sein, die nach vorübergehender Ruheperiode wäh-

rend der ungünstigen Witterung nun die schönen Herbsttage zu einer zweiten Fraßperiode verwandten. Unsere Beobachtungen an Jungkäfern haben gezeigt, daß das Verhalten der Tiere individuell sehr verschieden und auch von äußeren Faktoren stark abhängig ist. Es scheint, daß günstige Temperatur und ausreichende Nahrungsmenge die Lebens-tätigkeit der Käfer jederzeit anregen können, während Zeiten der Nahrungsknappheit und Kälte im Ruhezustand in der Erde verbracht werden. Unsere Beobachtungen und Schlußfolgerungen würden auch die Befunde von WEBER 1925 erklären können, wonach sich Jungkäfer Mitte Juli in großer Zahl auf dem Rübenacker in schlafähnlichem Ruhezustand befanden.

BLUNCK und HÄHNE (1927) beobachteten 1926 ein zeitweiliges starkes Nachlassen der Brut in der ersten Julihälfte, worauf dann in der zweiten Julihälfte wiederum zahlreiche Larven auftraten und sich bis Mitte August häufig zeigten und ziehen als Erklärungsmöglichkeiten für diesen Sachverhalt Unterbrechung in der Legezeit der Altkäfer, Störungen in der Entwicklung der Brut oder das Auftreten einer zweiten Generation heran. Eine längere Unterbrechung in der Legezeit konnten wir bei unseren Zuchten nicht beobachten. Die längste Pause in der Legetätigkeit, die wir bei einem ♀ im Frühjahr 1925 feststellten, betrug 10 Tage. Immerhin ist es nicht ausgeschlossen, daß unter Umständen ein zeitweiliges Aussetzen der Legetätigkeit eintreten kann. Bei der Beobachtung der Silphide *Phosphuga atrata* L. im Frühjahr 1926 zeigte es sich, daß einige ♀♀ nach einer Pause von 2 Monaten nochmals eine kurze Legeperiode hatten. Daß die Entwicklungsdauer der Larven je nach den äußeren Bedingungen sehr verschieden sein kann, zeigt ein Vergleich der Beobachtungsergebnisse von 1925 und 1927. Das Maximum der Entwicklungszeiten beträgt 40 Tage, das Minimum 19 Tage, so daß danach im extremen Falle Unterschiede von 3 Wochen in den Entwicklungszeiten eintreten können.

Was endlich das Auftreten einer zweiten Generation anbelangt, so wurde bereits dargelegt, daß sich die Jungkäfer, wenn sie bei genügend hoher Temperatur gehalten werden, bereits in einem Alter von 3—4 Monaten wieder vermehren können. *Da bei uns im Freien die Jungkäfer ab Ende Juni auftreten* (BLUNCK-JANISCH), *könnte eine neue Brut nach unseren Beobachtungen erst frühestens ab Ende September zur Entwicklung kommen, zu einer Zeit also, wo in unserem Klima die zum Gedeihen der Larven nötige Temperatur nicht mehr dauernd vorhanden sein dürfte. Demnach ist nach den bisherigen Beobachtungen das Auftreten einer zweiten Generation im Freien nicht wahrscheinlich.* Immerhin hat sich das Tier in seinen Entwicklungszeiten so variabel und anpassungsfähig gezeigt, daß die von BLUNCK und seinen Mitarbeitern festgestellten starken Abweichungen im Auftreten der Entwicklungsphasen während der Beobachtungsjahre wohl ohne weiteres erklärlich sind.

F. Morphologie der Larvenstadien.

a) Größe der Larven und Wachstumserscheinungen.

Larvenbeschreibung nach GANGLBAUER von: FAIRMAIRE, CURTIS, ROSENHAUER, NÖRDLINGER, TASCHENBERG, KÜNSTLER, KALTENBACH.

Da die Larven von *Blitophaga opaca* L. sehr beweglich sind, ist eine exakte Größenbestimmung der lebenden Tiere sehr schwierig. Außerdem ändern die Larven durch Zusammenziehen oder Strecken des Körpers sehr häufig ihre Körperlänge ein wenig, so daß man bei Messungen ein und desselben Tieres in kurzen Zwischenräumen recht verschiedene Werte erhalten kann. Auch die durchschnittlichen Maßzahlen für die einzelnen Larvenstadien schwanken stark und überdecken sich insofern, als die Maxima eines Stadiums höher liegen als die Minima des folgenden Stadiums. Die Verhältnisse liegen noch extremer als sie für *Phosphuga atrata* L. beschrieben wurden, so daß auch hier Größenfeststellungen zur Unterscheidung der Stadien im allgemeinen nicht verwendbar sind. Für das I. Larvenstadium schwanken unsere Längenmessungen zwischen 3 und 7 mm, für das II. Stadium zwischen 5 und 10 mm, für das III. Stadium zwischen 8 und 15 mm. Bei einer Präpupa haben wir 14—15 mm gemessen. Im Durchschnitt ergeben sich:

$$L_1 : 5 \text{ mm} \quad L_2 : 8 \text{ mm} \quad L_3 : 11 \text{ mm}$$

In Tabelle 6 sind die Ergebnisse fortlaufender Messungen an zwei Tieren verzeichnet. Bei der Larve vom 1. IV. sieht man deutlich, wie das Tier kurz vor den Häutungen außerordentlich gestreckt ist, und daß die Körperlänge nach der Häutung zunächst wieder etwas zurückgeht.

Tabelle 6. Wachstum einzelner Larven im Laufe ihrer Entwicklung (1927).

Larve vom 1. IV.				Larve vom 7. IV.			
Datum	Stadium	Maß in mm	Alter in Tagen	Datum	Stadium	Maß in mm	Alter in Tagen
1. IV.	I	3—3,5	0	7. IV.	I	5	0
2. IV.	I	6	1	8. IV.	I	6	1
3. IV.	II	5	2	11. IV.	II	8	4
4. IV.	II	8	3	12. IV.	III	10	5
5. IV.	II	10	4	13. IV.	III	9	6
6. IV.	III	8	5	16. IV.	III	15	9
7. IV.	III	10	6				
8. IV.	III	12	7				
9. IV.	III	13	8				
10. IV.	Präpupa	14—15	9				

Vergleicht man die Reihe der von uns bisher beschriebenen Silphinenlarven, so schließt sich *Blitophaga* (Abb. 11) im Habitus an *Phosphuga*

atrata L., besonders aber an *Xylodrepa quadripunctata* L. an. Die ganze Oberseite ist bei lebendem und frischem Material glänzend schwarz. Nach längerer Alkoholkonservierung verändert sich die Farbe in ein mehr oder weniger deutliches Braun. Unter der Lupe zeigt sich ein gleichmäßiger, lockerer Besatz von kurzen gelben Haaren. Die nach hinten gerichteten Ecken der Segmente laufen wie bei den übrigen Silphidenlarven in Paratergite mit Endborsten aus. Über die Thoraxsegmente zieht median eine feine eingegrabene Linie, die auf dem Prothorax am deutlichsten zu sehen ist.

b) I. Larvenstadium (Abb. 11 a).

Körperlänge: 5 mm.

Der Kopf: Der Kopf der *L*₁ von *Blitophaga opaca* L. ist etwas breiter als lang. Wir haben im Durchschnitt eine Breite von 1,11 mm bei einer Länge von 0,90 mm. Die Chitindecke des Kopfes ist lederartig, feinrunzelig, die Stirn weitläufig beborstet. Von den drei Antennengliedern ist das erste am kürzesten, das dritte am längsten. Im Durchschnitt ergeben sich folgende Maße: 1. Glied 0,29 mm, 2. Glied 0,30 mm, 3. Glied 0,42 mm, also eine Gesamtlänge der Antenne von 1,01 mm. Der Unterschied zwischen dem ersten und zweiten Glied ist sehr gering, in manchen Fällen sind die beiden Glieder gleich lang. Das dritte Antennenglied ist erheblich länger. Das zweite Glied zeigt am apicalen Ende eine beulenartige Erweiterung, die als Träger von Sinnesorganen anzusehen ist. Die Ausgestaltung der Mundwerkzeuge stimmt im Prinzip genau mit der bei anderen Silphidenlarven überein, und wir können auf unsere Beschreibung in der Arbeit über *Silpha obscura* verweisen. Sie fallen nur durch eine etwas kräftigere Chitinisierung auf. Die Asymmetrie der beiden Mandibeln ist bei der Larve von *Blitophaga opaca* L. kaum merklich entwickelt. Die inneren Konturen der beiden Mandibelspitzen sind grob gezähnt.

Die Dorsalseite: Der Prothorax ist trapezförmig. Vorder- und Seitenrand sind etwas nach außen gebogen, der Seitenrand ist außerdem schmal hochgewulstet. Auf der Fläche des Prothorax verläuft eine nach vorn konkave Bogenlinie. Seitlich befinden sich leichte Eindellungen, die auf den beiden anderen Thoraxsegmenten wiederkehren. Die Paratergite des Prothorax sind abgerundet und treten nur sehr wenig hervor, auch die Eckborste ist schwach entwickelt und unterscheidet sich weder in der Länge noch in der Stärke sehr von ihren Nachbarn.

Meso- und Metathorax sind etwa halb so lang wie der Prothorax. Die Paratergite sind auch hier abgerundet, die Eckborsten kurz und der Seitenrand schmal hochgewulstet.

Die Abdominalsegmente sind wiederum etwas kürzer als die Thoraxsegmente. Die Paratergite laufen hier nach hinten ziemlich spitz zu,

die Eckborsten sind länger und kräftiger und sämtliche Seitenränder schmal hochgewulstet. Wie bei den anderen Silphidenlarven trägt das 9. Abdominalsegment die zweigliedrigen Pseudocerci, von denen das erste Glied durchschnittlich 0,22 mm lang ist, das zweite 0,10 mm und die Endborste 0,17 mm. Mit einer Gesamtlänge von etwa 0,49 mm überragen die Pseudocerci mit der Endborste das durchschnittlich 0,32 mm lange Analsegment. Dieses ist röhrenförmig und mit langen Borsten besetzt. An seinem Ende tritt gelegentlich das Pygopodium wie ein weiches Polster hervor, bei dem sich aber einzelne Doppelschläuche, wie sie bei *Xylodrepa quadripunctata* L. vorhanden sind, nicht unterscheiden lassen.

Die Ventralseite: Die Ventralseite des Thorax ist, wie bei den übrigen Silphidenlarven, weichhäutig, abgesehen von leichten Chitinisierungen zur Stütze der Beine und des Thoracalstigmas. Auch das erste Abdominalseg-



Abb. 11 a - c. a I. Larvenstadium von *Blitophaga opaca* L. b II. Larvenstadium. c III. Larvenstadium (Vergr. etwa 6 $\times$). Gez. von M. LANDSBERG.

ment ist weichhäutig bis auf eine leichte mediane Versteifung und die Umgebung des Stigmas. Die übrigen Abdominalsternite sind schwarze Chitinspannen, die an beiden Seiten zu „Parasterniten“ verbreitert sind. Die Parasternite sind auch hinten zugespitzt und tragen kräftige lange Eckborsten und Randborsten. Auch die Flächen der Sternite sind mit langen, kräftigen Borsten besetzt, die nach schräg hinten gerichtet sind und beim Kriechen des Tieres die Unterlage streifen. In den Pleuren liegen die Abdominalstigmen. Eigentliche Pleurite sind nicht vorhanden.

Die Extremitäten stimmen in Bau und Ausbildung mit den bereits von uns beschriebenen anderen Silphidenarten überein.

c) II. Larvenstadium (Abb. 11 b).

Körperlänge: 8 mm.

Morphologisch stimmt das II. Larvenstadium mit dem I. weitgehend überein, so daß hinreichend deutliche Unterscheidungsmerkmale nur durch vergleichende Messungen zu gewinnen sind.

Daß die Körpergröße der Larven nicht in allen Fällen ein zuverlässiges Merkmal des Stadiums ist, wurde bereits am Anfange dieses Abschnittes auseinandergesetzt. Man muß Körperteile messend vergleichen, deren Größe nicht bei verschiedenen Zuständen des Tieres variiert. Vergleicht man z. B. die Maßzahlen für Länge und Breite des Kopfes, Länge der Antennen, der beiden Pseudocerciglieder, des Analsegmentes der beiden Larvenstadien, so findet man, daß der Wert des Verhältnisses $L_2 : L_1$

Tabelle 7. Vergleich der Körpermaße der drei Larvenstadien von *Blitophaga opaca* L. (in Millimetern).

	L_1	L_2	L_3
Kopf:			
Länge	0,90	1,33	1,80
Breite	1,11	1,55	2,20
Antennen:			
1. Glied	0,29	0,43	0,61
2. Glied	0,30	0,41	0,56
3. Glied	0,42	0,48	0,62
	1,01	1,32	1,79
Cerci:			
1. Glied	0,22	0,32	0,50
2. Glied	0,10	0,13	0,15
Endborste	0,17	0,06	0,08
Analsegment . . .	0,32	0,43	0,60

jedesmal 1,4 oder 1,3 beträgt. In der Tabelle 7 sind die Zahlen zum Vergleich nebeneinander gestellt. Es ist demnach ein annähernd proportionales Wachstum der Körperteile eingetreten im Gegensatz zu den relativen Verschiebungen einiger Maße, die wir bei den Larvenstadien z. B. von *Silpha obscura* L. und *Phosphuga atrata* L. feststellen konnten.

d) III. Larvenstadium (Abb. 11 c).

Körperlänge: 11 mm.

Das III. Larvenstadium weist gegenüber den beiden ersten einen deutlichen Unterschied auf. Die Spitzen sämtlicher Paratergite sind nicht

schwarz pigmentiert, sondern hellfarbig gelblich, so daß das Tier hell gesäumt erscheint. Bei Tieren, die kurz vor der Verpuppung stehen, ist der helle Rand etwas nachgedunkelt und weniger deutlich, bei jüngeren Larven dagegen tritt er sehr klar und deutlich hervor, so daß man sie auf den ersten Blick von Larven anderer Stadien unterscheiden kann.

Weitere morphologische Unterschiede von hinreichender Deutlichkeit zwischen dem III. und den beiden früheren Larvenstadien bestehen wiederum nur in Maßdifferenzen. Vergleicht man die Körpermaße des III. Larvenstadiums mit denen der beiden ersten, wie sie in Tabelle 7 zusammengestellt sind, so kann man wiederum, wenn man von der Endborste der Pseudocerci absieht, ein ziemlich gleichmäßiges Wachstum feststellen, das die Proportionen der Körperteile nicht ändert. Bildet man die Verhältniszahlen $L_3:L_1$, so erhält man immer annähernd den Wert 2, während $L_3:L_2$ ungefähr den Wert 1,4 hat.



Abb. 12. Puppe von *Blitophaga opaca* L., ventral. (Vergr. 7,5 $\times$.)

G. Morphologie der Puppe (Abb. 12).

Die Puppe von *Blitophaga opaca* L. wurde von BLUNCK und JANISCH (1925) eingehend beschrieben und abgebildet. Die lebende Puppe mißt in Seitenlage bei natürlicher Krümmung 10 mm (Sehne). Alkoholmaterial ist durchschnittlich auf 12 mm ausgestreckt. Die Breite des Prothorax beträgt etwa 8 mm. Im allgemeinen Bau stimmt sie mit den Puppen der bisher beschriebenen Silphiden überein. Von *Silpha obscura* L. und *Xylo-drepa quadripunctata* L. unterscheidet sie sich durch ihre geringere Größe, von *Phosphuga atrata* L. durch den breiten Kopf, die kürzeren Pseudocerci (etwa 1 mm lang mit einer 0,8 mm langen Endborste, während die Anhänge bei *Phosphuga atrata* L. 1,8 mm messen mit einer Endborste von annähernd 2 mm) und kürzere Seitenborsten. Auf dem Metasternum stehen zwei nach vorn gerichtete, etwa 0,3 mm lange dornförmige Zapfen, deren Bedeutung auch BLUNCK und JANISCH unbekannt ist.

Literaturverzeichnis.

- (Anonym): Aadselbillens Levevis og Bekaem্পse [Life-history of the Carrion Beetle (*Blitophaga opaca*) and Measures against it]. Statens Forsøgsvirksomhed i Plantekultur, Lyngby, Medd. **92**, 4 S. (1922). Ref.: Rev. Appl. Ent. A. **10**, 626.
- **Blunck, H.** und **Görnitz, K.**: Lebensgeschichte und Bekämpfung der Rüben-aaskäfer. Arb. biol. Reichsanst. Land- u. Forstwirtsch. **12**, 31—49 (1923). — **Blunck, H.** und **Hähne, H.**: Der Stand der Rüben-aaskäferfrage im Jahre 1926. Zuckerrübenbau **1927**, H. 10. — **Blunck, H.** und **Janisch, R.**: Bericht über Versuche zur Bekämpfung der Rüben-aaskäfer im Jahre 1923. Arb. biol. Reichsanst. Land- u. Forstwirtsch. **13**, H. 5, 433—496 (1925). — **Bremer, Hans**: Die Überwinterung des Rüben-aaskäfers *Blitophaga opaca* L. Anzeiger f. Schädlingskde **3**, H. 1, 1—5 (1927).
- **Carpenter, G. H.**: Injurious Insects and other Animals observed in Ireland during the Year 1914 and 1915. Econ. Proc. R. Dublin Soc. **2**, Nr 12, 221—233 (1916). Ref.: Rev. Appl. Entom. **5**, 487. — **Danysz, J.**: Infestation de *Silpha opaca* avec *Sporotrichum* et *Isaria*. Ann. Soc. Entom. France **63**, 4 (1894). Trim. Bull. p. CLXXXI—CLXXXVI. — **Decaux**: Notes pour servir à l'étude du *Silpha opaca* Feuille d. Jenn. Natural. **19**, 20—21, 1888. — **Ferdinandson, C.** und **Rostrup, S.**: Oversigt over Sygdomme hos Landbrugets og Havebrugets Kulturplanter i 1918 (1919, 1920). Tidskr. for Panteavl, Copenhagen **26**, 683—733 (1919); **27**, 399—450 (1920); **27**, 697—759 (1921). Ref.: Rev. Appl. Entom. A. **9**, 193 (362); **10**, 60. — **Ganglbauer, L.**: Die Käfer von Mitteleuropa **3**, 167—193. Wien 1899.
- **Giard, A.**: Sur le *Silpha opaca* L., insecte destructeur de la betterave. C. r. Soc. Biol. (8) **5**, 554—558. — **Hatch, M. H.**: Studies on the Silphinae. J. New York entom. Soc. **35**, Nr 4, XII (1927); 331—370, 2 Tab. (1 n. sp.). — **Heymons, R.** und **v. Lengerken, H.**: Die Lebensweise des Rüben-aaskäfers *Blitophaga opaca* L. Dtsch. landw. Presse **53**, Nr 31, 386 (1926). — **Heymons, R., v. Lengerken, H.** und **Bayer, M.**: Studien über die Lebenserscheinungen der Silphini. Z. Morp. u. Ökol. Tiere I. *Silpha obscura* L. **6**, H. 2, 287—332, 1926; II. *Phosphuga atrata* L. **9**, H. 1/2, 271—312 (1927); III. *Xylodrepa quadripunctata* L. **10**, H. 2/3, 336—352 (1928). — **Karsch**: Bestimmungstabellen v. Insektenlarven. Entom. Nachr. **10**, 221 bis 229 (1884). — **Katter, F.**: Phytophage Silphenlarven. Ebenda **1879**, 153—157. — **Kemner, N. A.**: Gulhårige skinnarbaggen (*Blitophaga opaca* L.). Centralanstalten för Jordbruksförsök, Flygblad Nr 62 (1916); Entomologiska Ävelningen Nr 15, 4 S. (Schwed.). Ref.: Rev. Appl. Entom. **6**, 92. — **Kleine, R.**: Welche Aaskäfer-Imagines (Silphiden) befallen die Rübenblätter? Z. angew. Entomol. **5**, 278 bis 285 (1919). — Begünstigung der Entwicklung schädlicher Insekten durch Chenopodiaceen und ihre Bekämpfung in der Landwirtschaft. Z. wiss. Insekten-biol. **15**, Nr 7—9, 142—146 (1920). — **Kolbe, W.**: *Silpha (Blitophaga) opaca* L. als Rübensschädling. Ill. Wschr. Entomol. **2**, Nr 29, 463—464 (1897). — **v. Lengerken, H.**: Extraintestinale Verdauung. Biol. Zbl. **44**, H. 6, 273—297 (1924). — **Lind, J., Rostrup, S.** ad **Kolpin Ravn, F.**: Oversikt over Landbrugsplanternes sygdomme i 1913. 79 Beretning fra Statens Forsøgsvirksamhed i Plantekultur, Copenhagen, Nr 30 (1914). Ref.: Rev. Appl. Entomol. A. **3**, 245. — Oversøgt over Landbrugsplanternes sygdomme i 1914. 94 Beretning fra Statens Forsøgsvirksomhed i Plantekultur Nr 31. København 1915. Ref.: Rev. Appl. Entomol. **3**, 697. — Oversigt over Landbrugsplanternes Sygdomme i 1915. Oversigt over Landbrugsplanternes Sygdomme i 1916. 105 (114) Beretning fra Statens Forsøgsvirksomhed i Plantekultur, Copenhagen 1916, 397—423 (1917, 229—254). Ref.: Ebenda A. **7**, 445 (446). — **Marchel, P.**: Rapport phytopathologique pour l'année 1912. Bull. Agricult. Algérie et Tunisie Nr 9, 193—199 (1913). Ref.: Ebenda A. **1**, 226. — **Marchal, P.** et **Foex, E.**: Rapport Phytopathologique pour les Années 1919 à 1920. Ann. Epiphyties, Paris, **7**, 1—87 (1919/1920) (1921). — Ref.: Ebenda A.

19, 265. — **Nickerl, O.:** Phytophage Silphenlarven. Auszug aus dessen Beobachtungen. In: Katters Entom. Nachr. 1879, Nr 12, 153—157. — **Reitter, E.:** Fauna germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches. 2. Stuttgart 1916. — **Sachtleben, H. und Pape, H.:** Krankheiten und Beschädigungen der Kulturpflanzen im Jahre 1920. Mitt. Biol. Reichsanst. Land- u. Forstwirtsch. Nr 23, 26—101 (1922). Ref.: Rev. Appl. Entom. A. 11, 97. — **Schøyen, T. H.:** Beretning om Skadeinsekter och Plantesykdommer i Land- og Havebruket 1918. 71 S. Christiania 1919. Ref.: Ebenda 7, 538. — **Weber, E.:** Das Massenauftreten der Rüben-aaskäfer im Deutschen Reiche im Jahre 1925. Arb. Biol. Reichsanst. Land- u. Forstwirtsch. 15, H. 2, 217—247 (1927).

Soeben erschien:

Stoffwechsel und Energiewechsel

Gesamtstoffwechsel — Energiewechsel
Intermediärer Stoffwechsel

Mit 48 Abbildungen. XV, 1325 Seiten. 1928. RM 118.—; gebunden RM 126.—

(Band V vom „Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie“)

Inhaltsübersicht:

Gesamtstoffwechsel und Energiewechsel: Aufgabe (Bilanz). Allgemeine Methodik. — Elementare Zusammensetzung, Verbrennungswärme und Verbrauch der organischen Nahrungsstoffe. Von Geheimrat Professor Dr. Max Rubner-Berlin. — Stoffwechsel bei einseitiger und bei normaler Ernährung. Von Professor Dr. Arthur Bornstein und Dr. Kurt Holm-Hamburg. — Das Eiweißminimum. Von Dr. Ferdinand Bertram und Professor Dr. Arthur Bornstein-Hamburg. — Gesamtstoffwechsel der Pflanzenfresser. Von Privatdozent Dr. Fr. Wilhelm Krzywanek-Leipzig. — Physiologische Verbrennungswerte, Ausnutzung, Isodynamie, Calorienbedarf, Kostmasse. — Der Stoffwechsel bei Arbeit. — Stoffwechsel bei verschiedenen Temperaturen. Beziehungen zur Größe und Oberfläche. Von Geheimrat Professor Dr. Max Rubner-Berlin. — Der Gesamtstoffwechsel im Wachstum. Von Professor Dr. Paul Grosser-Frankfurt a. M. — Der Stoffwechsel bei psychischen Vorgängen. — Der Stoffwechsel bei Anomalien der Nahrungszufuhr. (Hunger, Unterernährung, Überernährung.) — Die Pathologie des Gesamtstoffwechsels (mit Ausschluß der inneren Sekretion). Von Professor Dr. Erich Grafe-Würzburg. — Pharmakologie des Gesamtstoffwechsels. Von Professor Dr. Arthur Bornstein-Hamburg. — Gesamtsätze bei Pflanzen, insbesondere bei den autotrophen. Von Professor Dr. Karl Boresch-Prag, Tetschen-Liebwerd. — Vergleichende Physiologie des Stoffwechsels. Von Privatdozent Dr. Hans Jost-Frankfurt a. M. — **Intermediärer Stoffwechsel:** Physiologie und Pathologie des intermediären Kohlehydratstoffwechsels. Von Professor Dr. Simon Isaac und Dr. Rudolf Siegel-Frankfurt a. M. — Der Aufbau der Kohlehydrate in der grünen Pflanze. Von Professor Dr. Heinrich Schroeder-Hohenheim. — Intermediärer Fettstoffwechsel und Acidosis. Von Privatdozent Dr. Hans Jost-Frankfurt a. M. — Intermediärer Eiweißstoffwechsel. Von Professor Dr. Otto Neubauer-München. — Stickstoff- und Schwefelassimilation. Von Professor Dr. Gustav Klein-Wien. — Das Verhalten körperfremder Substanzen im intermediären Stoffwechsel. Von Privatdozent Dr. Konrad Fromherz-Basel. — Die Nucleine und Nucleinstoffwechsel. Von Professor Dr. Siegfried J. Thannhauser-Düsseldorf. — Der Cholesterinstoffwechsel. Von Professor Dr. Ernst Leupold-Greifswald. — Die Vitamine. Von Professor Dr. Wilhelm Stepp-Breslau. — Die Degenerationen und die Nekrose. (Stoffwechselstörungen, Dystrophien.) Von Geheimrat Professor Dr. Paul Ernst-Heidelberg. — Sachverzeichnis.

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN BERLIN

AUS DEN NEUERSCHEINUNGEN

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN BERLIN

Theoretische Biologie. Von Professor Dr. J. Baron v. Uexküll, Hamburg. Zweite, gänzlich neu bearbeitete Auflage. Mit 7 Abbildungen. X, 253 Seiten. 1928. RM 15.—; gebunden RM 16.80

Jahresbericht über die wissenschaftliche Biologie. Zugleich bibliographisches Jahresregister der Berichte über die wissenschaftliche Biologie. Herausgegeben von Professor Dr. Tibor Péterfi, Berlin.

Erster Band: **Bericht über das Jahr 1926.** XII, 627 Seiten. 1928. RM 69.—

Lehrbuch der Physiologie des Menschen.

Von Dr. med. Rudolf Höber, o. ö. Professor der Physiologie und Direktor des Physiologischen Instituts der Universität Kiel. Vierte Auflage. Mit 285 zum Teil farbigen Abbildungen. VIII, 580 Seiten. 1928. Gebunden RM 24.—

Praktikum der Histochemie. Von Dr. Gustav Klein, a. o. Professor und Leiter des pflanzenphysiologischen Institutes der Universität Wien. (Erweiterte Sonderausgabe des Beitrages „Allgemeine und spezielle Methodik der Histochemie“ in der Methodik der wissenschaftlichen Biologie, Band 1.) Mit 64 Abbildungen. V, 71 Seiten. 1929. RM 4.50

Zellteilung und Strahlung. Von Dr. med. T. Reiter und Dr.-Ing. D. Gábor. Sonderheft der Wissenschaftlichen Veröffentlichungen aus dem Siemens-Konzern. Herausgegeben von der Zentralstelle für wissenschaftlich-technische Forschungsarbeiten des Siemens-Konzerns. Mit 212 Textbildern und 3 Tafeln. IV, 184 Seiten. 1928. RM 18.—

Kausalität und Vitalismus vom Standpunkt der Denk-
ökonomie. Von Professor Dr. Hans Winterstein, Direktor des Physiologischen Instituts der Universität Breslau. Zweite, erweiterte Auflage. VI, 51 Seiten. 1928. RM 4.80

Heft IV der „Abhandlungen zur Theorie der organischen Entwicklung“ (Roux) Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen. Neue Folge.